

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg
Direktor: Professor Dr. H. J. Stammer

**Morphologie und Funktion der Malachiidenmundwerkzeuge
unter besonderer Berücksichtigung
von *Malachius bipustulatus* L. (Coleopt., Malacodermata)**

Inauguraldissertation
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

1967

vorgelegt von
E b e r h a r d S c h i c h a
aus Namslau/Schlesien

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg

Dekan: Professor Dr. K. Brodersen
Berichterstatter: Privatdozent Dr. D. Matthes
Berichterstatter: Professor Dr. H. J. Stammer
Tag der mündlichen Prüfung: 22. Februar 1967

Morphologie und Funktion der Malachiiden-
mundwerkzeuge unter besonderer Berücksichtigung
von *Malachius bipustulatus* L. (Coleopt., Malacodermata)

EBERHARD SCHICHA

Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Eingegangen am 20. März 1967



Inhalt	Seite
A. Einleitung und Ziel der Arbeit	377
B. Morphologischer Teil	379
I. Das Material	379
II. Die Methoden	379
III. Die Mundwerkzeuge der Malachiiden	381
1. Die Mundwerkzeuge von <i>Malachius bipustulatus</i> L. als Prototyp der Malachiidenmundwerkzeuge	381
2. Cuticulare Strukturen und Borsten	388
3. Epidermale Drüsenelemente und Sinnesorgane	392
4. Die Mundwerkzeuge anderer Arten	395
C. Funktionsmorphologischer Teil	399
I. Die Methoden (und deren Begründung)	399
II. Die Funktion der Mundwerkzeuge von <i>Malachius bipustulatus</i> L.	400
1. Das Ineinandergreifen der einzelnen Teile	400
a) Maxillen (Bewegung, Förderung des Pollens)	400
b) Mandibeln	403
c) Labrum und Labium (Epi- und Hypopharynx)	410
2. Das Bewegungszusammenspiel der Mundwerkzeuge	411
D. Die Mundwerkzeuge der Malachiiden und die Beziehungen zu ihrer Nahrung	412
I. Das Verhalten von <i>Malachius bipustulatus</i> L. beim Fressen in der Natur	412
II. Das Verhalten im Labor	413
III. Akzessorische Nahrungsaufnahme beim Putzen	414
IV. Der Gramineenpollen und seine Aufnahme durch Malachiiden	415
E. Vergleichender Teil	418
I. Käfer als Blumenbesucher	418
II. Die Mandibeln verschiedener Kautypen im Vergleich zur Malachiiden- mandibel	420
1. Mandibeln von Räubern	420
2. <i>Pseudophonus pubescens</i>	421
3. Mandibeln von Omnivoren	423
4. Mandibeln von Phytophagen	423
5. Pollenfressermandibeln	424
6. Mandibeln der Malachiiden	424
III. Die Mandibeln der Malachiiden (bes. <i>Malachius bipustulatus</i> L.) in bio- logischer und phylogenetischer Sicht	424

Zusammenfassung	426
Summary	428
Literatur	429

A. Einleitung und Ziel der Arbeit

«Montrez moi vos dents et je vous dirai
qui vous êtes.» (G. CUVIER 1769—1832)

Die Malachiiden, auch Zipfel- oder Blasenkäfer genannt, sind eine Familie der Weichkäfer (Malacodermata). Diese nur 2—10 mm großen Käfer sind in Deutschland mit etwa 26 Arten vertreten. Ihre Imagines findet man bei uns nur in der Zeit von Mai bis Juli. Sie waren in letzter Zeit Gegenstand eingehender Untersuchungen (EVERS, 1948, 1956; MATTHES, 1959, 1960, 1962 a, 1962 b, 1963 a, 1963 b), da die Männchen vieler Arten mittels sekretabscheidender Organe (Excitatoren) auf dem Wege der Gustorezeption die anfängliche Paarungsunlust der Weibchen abbauen, ein im Tierreich bisher einmaliger Vorgang.

Bereits EVERS und MATTHES schenken in ihren Arbeiten auch der Ernährungsweise der Malachiiden ihre Aufmerksamkeit, da die diesbezüglichen Angaben in der Literatur recht widersprüchlich sind. Wenn auch darüber, daß Malachiiden in der Gefangenschaft zu Kanibalismus neigen und auch tierische Kost annehmen, bei den Autoren Einstimmigkeit herrscht, gehen die Meinungen über die normale Speisekarte dieser sonneliebenden Käfer sehr auseinander. So heißt es in REITTERS „Fauna Germanica“ (1911): „Sie sind in allen Entwicklungsstufen Raubtiere, die von kleinen Insekten leben; TASCHENBERG (1867) sah *Malachius aeneus* Larven des Raps-Glanzkäfers (*Meligetes aeneus*) vertilgen, und HORION behauptet noch 1953 in seiner „Faunistik der mitteleuropäischen Käfer“, daß URBAN auf Grund seiner Zuchtversuche zu der Überzeugung gekommen sei, alle Weichkäfer seien auf tierische Nahrung angewiesen.

Wie Beobachtungen im Freiland (SCHMIDT, 1945—1948; EVERS, 1945—1948, 1960; MATTHES, 1962 a, 1962 b) und an unserem Institut kürzlich durchgeführte Darmuntersuchungen zeigten, sind die meisten der in unserem Gebiet untersuchten Malachiiden überwiegend Pollenfresser. Für die Mehrzahl der Malachiiden ließen sich bestimmte Gräser als Hauptfraßpflanzen ermitteln. So besucht *Malachius bipustulatus* neben dem Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.) vor allem den Wiesenfuchsschwanz (*Alopecurus pratensis* L.). Blüht dieses Gras bei dem Erscheinen der Imagines (ca. Mitte Mai) noch nicht, wird auch der Pollen von *Carex*-Arten gefressen. Den gleichen Fraßpflanzen widmet sich auch *Malachius aeneus*. *Anthocomus fasciatus* und *Anthocomus bipunctatus* — die beiden Arten kommen bei Erlangen an einem gemeinsamen Fundplatz vor — findet man Blütenstaub fressend auf Umbelliferenblüten, und der im Herbst auftretende *Anthocomus coccineus* hat sich

auf den Pollen von *Phragmites communis* spezialisiert. Allerdings findet man in seinem Darm auch Chitinreste und MATTHES sah diese Art auch an toten Schmetterlingen fressen. Derart carnivore Züge zeigt auch *Axinotarsus pulicarius*, den EVERS in erster Linie an wolligem Honiggras (*Holcus lanatus* L.), MATTHES stets auf dem deutschen Weidelgras (*Lolium perenne* L.) fand. Der Darminhalt dieser Tiere enthält sehr oft Chitinreste, und MATTHES sah schließlich einen *Axinotarsus pulicarius* ein *Charopus flavipes*-Männchen überfallen und verzehren. Ein *Axinotarsus*-Männchen vertilgte auf gleiche Weise eine Artgenossin (MATTHES, 1962a). Kein Pollenfresser scheint *Troglops albicans* zu sein, da er von uns nie auf blühenden Pflanzen gesehen wurde. In seinem Darm finden sich auch nur Chitinreste und Hyphen sowie Konidien von Pilzen. Was eigentlich seine Hauptnahrung darstellt, wissen wir noch nicht.

Bei diesem Stand der Kenntnisse schien es lohnend, die Mundwerkzeuge der Malachiiden einmal vergleichend-morphologisch zu untersuchen und die Tätigkeit der einzelnen Mundteile bei der Aufnahme des Pollens zu analysieren, um so mehr, als funktionsmorphologische Untersuchungen an den Mundteilen mandibulater Insekten kaum vorliegen. So schreibt SCHREMMER (1966) in der Besprechung einer funktionsmorphologischen Untersuchung zweier Käfer durch EVANS (1965):

„Die bisher vorliegenden, oft umfangreichen Untersuchungen über Käfermundteile waren größtenteils vergleichend anatomisch orientiert und behandelten nur die Chitinmorphologie.“

Ich unternahm mit dieser Arbeit den Versuch, mich weitgehend Forderungen einer modernen Insekten-Morphologie zu nähern und schließlich auch die Anpassungen der Malachiidenmundwerkzeuge stammesgeschichtlich zu interpretieren. Richtungsweisend war für mich dabei WEBERS „Konstruktionsmorphologie“ (1958), in der er unter anderem schreibt:

„Eine Neuorientierung der Morphologie ist also tatsächlich nötig, innere Gründe drängen nicht minder dazu als der Zug der Zeit nach *Synthese auf evolutionistischem Boden*“ ... „dies ist aber nur möglich, wenn der Morphologe sich nicht gebärdet, als gäbe es auf der Erde nichts als die reine *Form*. *Evolution und Anpassung* sind unzertrennliche Begriffe, und „Anpassung“ bleibt ein leeres Wort, solange man sich nicht mit der *Leistung* des Organismus und seiner Teile beschäftigt. Eines zieht das andere nach sich: die Berücksichtigung der Leistung die *vergleichende Physiologie*, die Evolutionsforschung die Genetik, die Populationsforschung und die *Ökologie* überhaupt. Ökologie und Kleinsystematik hängen aufs engste zusammen, die Systematik war von jeher Formenkunde und mit der Morphologie, der Formenlehre verschwistert“ ... „kurz, der Morphologe sieht sein Fach durch ein *ver-*

wickeltes Gespinnst von Beziehungsfäden mit den anderen Gebieten der Biologie verbunden“...

Für die Überlassung dieses interessanten Themas bin ich Herrn Priv.-Doz. Dr. D. MATTHES zu großem Dank verpflichtet. Uns hat allzeit reger Gedankenaustausch verbunden, was für den Fortgang und das Gelingen der Arbeit von entscheidender Bedeutung war. Für die stete Förderung meiner Untersuchungen und für einen eigenen Arbeitsraum danke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. STAMMER. Mit dem Malachiidenspezialisten Herrn A. M. J. EVERS (Krefeld) verband mich persönlicher und brieflicher Kontakt; für das Interesse am Fortgang meiner Arbeit, für zahlreiche Separate und Materialzusendungen seltener Malachiidenarten bin ich ihm in besonderem Maße verpflichtet. Ferner danke ich Herrn Priv.-Doz. Dr. G. OSCHKE für wertvolle Anregungen. Herr Hauptwerkmeister (Dermoplastiker) W. HERRMANN hat mich freundlicherweise in die Technik des Modell-Abgießens eingeführt; Fräulein CHR. DREYER und Herr GEISSELBRECHT fertigten die Photographien der Modelle an. Der Filmreferent der Universität Erlangen-Nürnberg, Herr Prof. Dr. W. NEUHAUS, überließ mir eine Filmkamera Bolex H 16.

Über die Funktion der Trompeten- und Löffelborsten wurde bereits eine vorläufige Mitteilung veröffentlicht (MATTHES u. SCHICHA, 1966).

B. Morphologischer Teil

I. Das Material

Sowohl Männchen als auch Weibchen folgender Malachiidenarten wurden einer eingehenden Untersuchung unterzogen:

- + *Troglops albicans* L.
- + *Charopus flavipes* PAYK.
- + *Axinotarsus marginalis* CAST.
Axinotarsus pulicarius F.
- + *Malachius viridis* F.
Malachius spinipennis GERM.
- + *Malachius bipustulatus* L.
- + *Malachius aeneus* L.
Malachius marginellus OL.
Malachius elegans OL.
- + *Anthocomus (Paremballus) fasciatus* L.
Anthocomus (Neotropus) bipunctatus HARR.
Anthocomus (Anthocomus) coccineus SCHALL.
Ebaeus affinis LUC.
Attalus ruficollis WOL.

Meine Fang- und Beobachtungsplätze lagen in der Umgebung Erlangens (s. auch MATTHES, 1962). Die in der vorstehenden Liste mit + bezeichneten Arten konnte ich selbst erbeuten, das übrige Material wurde mir von Herrn Dr. MATTHES in fixiertem Zustand zur Verfügung gestellt.

Wichtigstes Studienobjekt war *Malachius bipustulatus*, dessen Nahrungsaufnahme ich sowohl im Freien, als auch im Labor beobachtete.

II. Die Methoden

Das frisch gesammelte Material wurde nach Abtötung (Essigäther) in 70%igem Alkohol fixiert. Ein Teil der von Herrn Dr. MATTHES stammenden Tiere befand sich

in einer aus Alkohol 96% + Aqua dest. + Eisessig im Verhältnis 13:6:1 bestehenden Konservierungsflüssigkeit. In diese hatte man abgetötete Tiere nach Passieren von 10-, 25-, und 50%igem Alkohol gebracht. Die Mundwerkzeuge solch aufbewahrter Tiere waren von denen lebender nicht zu unterscheiden.

Um gewisse Manipulationen bezüglich der Beweglichkeit der Mundwerkzeuge ausführen zu können, heftete ich die noch feuchten Köpfe mit feinsten Insektennadeln auf einem Stück Kork fest. Einem Austrocknen wurde durch wiederholtes

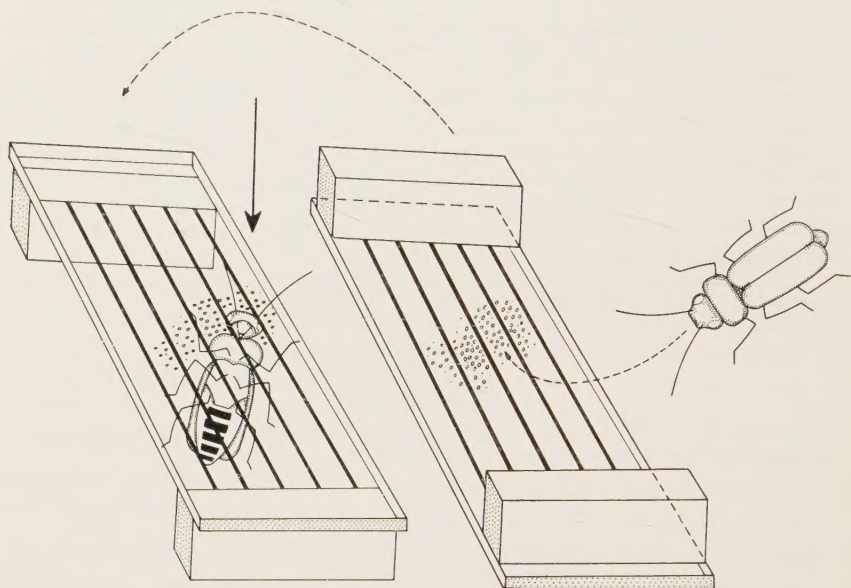


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Beobachtung fressender Malachiiden. Der Käfer wird auf das präparierte Deckglas gelockt (rechts); dann dreht man dieses um (links), und kann das Tier von unten beim Fressen beobachten (dicker Pfeil)

Befeuchten mit Konservierungsflüssigkeit begegnet. Die Mundteile konnten bei 50facher Vergrößerung unter dem Stereomikroskop vorsichtig bewegt und mittels Spatel und Pinzette aus ihrer gelenkigen und muskulösen Verankerung mit dem Kopf gelöst werden.

Beim Zeichnen legte ich die Umrisse und Proportionen mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates unter dem Mikroskop fest. Die weitere Ausführung mancher Zeichnungen geschah unter Benutzung des Stereomikroskops (Vergr. 64—100fach) in Verbindung mit einem Prismenrotator (Carl Zeiss).

Der Freßakt wurde an *Malachius bipustulatus* L. im Freien und auch im Labor studiert. Bei den Freilandbeobachtungen brachte ich bereits an *Dactylis glomerata* fressende Individuen samt der vorsichtig abgeschnittenen Ähre unter das Binokular. Das von mir im Labor geübte Verfahren gestattete es jedoch, die Tiere kontinuierlicher und unter weitaus besseren Bedingungen zu beobachten.

Ich ließ die Tiere im Fangglas 1—2 Tage ohne Nahrung. Dann wurde auf einer Lanzettnadel ein Tropfen Wasser gereicht, den die Käfer stets gierig aufnahmen. Anschließend bot ich auf demselben Wege *Dactylis*-Pollen und lockte mit dieser Futtergabe das jeweilige Tier auf ein besonders präpariertes Deckglas (Abb. 1). Auf

diesem waren mittels zweier Plastilinstreifen dünne Grashalme in Längsrichtung befestigt. Zwischen den Halmen fand der Käfer erneut Pollen vor. Das Deckglas wurde dann unter dem Binokular umgedreht, d. h. auf seine Plastilinfüße gestellt, und das sich an den Halmen festhaltende Tier bot nunmehr seine Ventralseite bei der Betrachtung und konnte beim Freßakt unter 24—100facher Vergrößerung unschwer beobachtet werden.

III. Die Mundwerkzeuge der Malachiiden

1. Die Mundwerkzeuge von *Malachius bipustulatus* L. als Prototyp der Malachiidenmundwerkzeuge

Das *Labrum* ist eine doppelte, weiche Chitinhautfalte von quadratischer Form, deren distale Ecken abgerundet sind. Es läßt sich passiv von den Mandibeln, die es dorsal bedeckt, abheben. Beim aktiven Freßakt geschieht dies aber niemals.

Im Gegensatz zum Anteclypeus, der hell und weichhäutig ist, beginnt der proximale gerade Rand der Dorsalfläche des Labrums mit einer dunkelbraunen, stark sklerotisierten Region, die hier einen relativ festeren Halt verspricht; sie erstreckt sich nach den Seiten und nach vorne bis zu einem flachen Abfall zur dünnhäutigen Spitzenregion des Labrums. Ihre Fortsetzung findet sie nach innen in den beiden Tormae, an denen Muskulatur ansetzt.

Die Dorsalseite ist verhältnismäßig reichlich beborstet. Es kommen (die folgenden Maße sind alles Durchschnittswerte) 15 kräftige und lange Borsten vor, die an der Basis 6 μm messen und in ihrer Längenausdehnung 144 μm nicht überschreiten. Dazwischen inserieren 60 kurze Borsten, die nur 24 μm lang werden. Dort, wo die Pigmentierung deutlich zutage tritt, ist die Beborstung spärlicher, wogegen eine größere Ansammlung von Drüsenporen festzustellen ist, die auf der übrigen Labrumfläche sonst nur sensillengebunden vorkommen; auf dieser sind die dickeren Borsten basal von 3—4 Drüsenporen in konzentrischer Anordnung umstellt (Abb. 2a).

Das Labrum ist epipharyngeal weichhäutig. Seine lateralen Flächen sind mit feinsten Dörnchen besetzt, die medialwärts die Tendenz zeigen, in zusammenhängende, halbmondförmige, bezahnte Schuppenreihen überzugehen, die in Richtung Schlund weisen. Lateral apicalwärts inserieren beiderseits 16 dolchartige, schräg nach vorne und zur Mitte der Präoralhöhle gerichtete Sinnesborsten von 41 μm Länge und 5 μm Breite. Die Medianfläche des Labrums ist, bis hinauf zur Mundöffnung reichend, mit verschiedenen Sinneselementen ausgestattet. Die Mitte kennzeichnen zwei 24 μm lange und 5 μm breite volle Sinnesstiftchen. Um diese verteilen sich 25 Sinneskegel (*Sensilla basiconica*) mit kurzen Spitzen, deren Basalmembranen einen Durchmesser von 5 μm haben. Distalwärts sind sie regellos verstreut, werden aber zum Anteclypeus

hin zu zwei deutlichen, rechts und links von der Medianlinie gelegenen Reihen zusammengefaßt. In diese Reihen fügen sich proximalwärts rechts und links jeweils 7 feine Sinnesplatten von $3\mu\text{m}$ Durchmesser ein (Abb. 2b).

Ante- und Postclypeus ventral: Die Reihe der Sensillen setzt sich entlang des Medianbereiches weiter fort. Sie besteht aus 40 Sensillae basiconicae, die nun in dieser Region an Länge zunehmen und schließlich

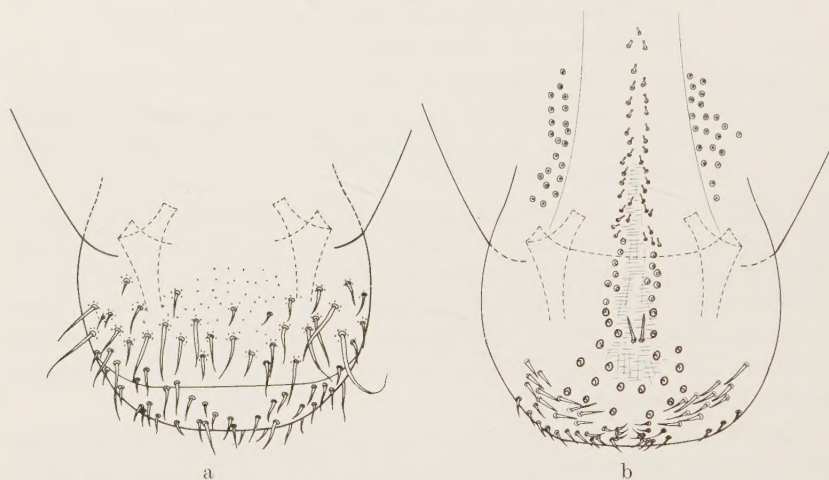


Abb. 2a u. b. *Malachius bipustulatus*. a Labrum dorsal. Die zahlreichen Borsten sind von Drüsenporen umstellt; es kommen auch Drüsenporen einzeln vor. Tormae gestrichelt angedeutet. b Labrum ventral (Epipharynx). Spitzenwärts die schräg nach vorne gerichteten dolchartigen Sinnesborsten. Die Medianlinie ist von einer Reihe von Sinneselementen markiert. Von den Tormae ziehen mundwärts zwei gesonderte Sinnesfelder

bis zu $10\mu\text{m}$ lange Kegel ausbilden. Den Abschluß nach hinten bilden 6 Porenplatten, die $7\mu\text{m}$ Durchmesser haben. Kleinere Sinnesplatten, in deren Zentrum man so etwas wie ein spitzes Zäpfchen erkennen kann, messen $4,5\mu\text{m}$ im Durchmesser und besetzen längliche Flächen, die beiderseits der Medianregion liegen, am Postclypeus beginnen und sich bis dorthin erstrecken, wo die Tormae im Anteclypeusbereich ihren Ausgang nehmen; man zählt jederseits 21 solcher Sinneselemente (Abb. 2b)

Die Gestalt der *Mandibel* ist kompakt, sie entbehrt jedoch nicht einer eleganten Linienführung. In grober Form würde man sie in eine Pyramide projizieren können, deren Höhe der Länge der Grundlinie entspräche, deren eine Seitenkante aber mit der Höhe zusammenfiel. Die außerordentlich ebene Oberfläche bietet einen auffallenden Kontrast zu den übrigen Mundteilen. Die Dorsalfläche, welche die geschwungene Linie der Kopfkapsel fortsetzt, geht schwach gekrümmt

am äußeren Rande in einen mäßigen Randbogen über, der sich von der am Hinterrand der Mandibel außen gelegenen Gelenkgrube bis zu einer einen Zahn bildenden Spitze am Apicalende der Mandibel gleichmäßig erstreckt. Median setzt sich der Zahn in eine gerade Kauleiste fort, die zur Basis hin allmählich an Breite zunimmt. Sie ist mit schwach angeordneten Querrillen besetzt; ihr Hinterende ist abgerundet.

Ist die glatte, geschwungene Dorsalfläche nur von einem Wulst durchzogen, welcher zunächst parallel zur Kauleiste verläuft und dann in leicht geschwungenem Bogen zum äußeren Rande führt, so findet man die Ventralseite stärker umgeformt. Sie paßt sich, leicht ausgehöhlt, in ihrer Form den darunter befindlichen Maxillen an, so daß die ganze Mandibel eine kleine Krümmung erfährt. Vom erhabenen ventralen Condylus läuft ein Grat in einen ventralen Zahn über, der unter dem dorsalen Zahn liegt: beide Zähne umschließen eine grubenartige Aussparung. Ventral liegt der Kauleiste eine lappenförmige, um ihre gerade Ansatzstelle passiv bewegliche Hautfalte (*Lacinia mobilis*) an, deren Ventralfäche gefeldert ist und auf der sich dorsal ein Drüsenporenfeld befindet. Sie ragt mit ihrem medianen Ende etwas über die Kaukante hinaus, und bildet gleichsam deren ventralen häutigen Abschluß.

Die Grundfarbe der Mandibel ist ocker, doch die Kaukante sowie beide Zähne und der Gelenkkopf, alles besonders beanspruchte Teile, sind stark sklerotisiert. Am geschwungenen Außenrand der Mandibel stehen steife, lange und nach dorsal zeigende Borsten, die vom Basalrand bis zur Spitze hin an Dicke und Länge zunehmen: 11 dunkelbraune längere und 15 helle kürzere sind bis $240\text{ }\mu\text{m}$ lang und $2,5\text{--}4,5\text{ }\mu\text{m}$ breit. Sie sind von Drüsenporen umstellt (Abb. 3).

Beide, rechte wie linke Mandibel, unterscheiden sich in ihrer äußeren Gestalt nicht. Sie sind symmetrisch, und es ist nicht möglich, eine Mandibel als Aufnahmeorgan der anderen zu bezeichnen: sie dienen sich wechselseitig als Aufnahmeorgan (Abb. 4, 26, 27).

Die *Maxillen* schmiegen sich mit ihrer dorsalen Fläche eng an die Mandibeln an und begrenzen mit diesen zusammen seitlich die Mundöffnung (Abb. 20). Alle Sklerite sind dunkelbraun gefärbt. Der Cardo bildet das Verbindungsstück der Maxille mit der Schädelkapsel. Er hat Tropfenform und ist mit seinem verschmälerten proximalen Ende am Vorderrand der Wange eingelenkt, wo eine halbkreisförmige Ausbuchtung Platz dafür schafft. Von seinem spitzen Ende ragt in medialer Richtung ein schmaler Chitinfortsatz in die Kopfkapsel (ist also von außen nicht zu bemerken), an welchem zwei Muskeln ansetzen. Das distale verbreiterte, geradlinig begrenzte Ende des Cardo schließt mit einer Gelenkfalte ab, die ihn mit dem Stipes gelenkig verbindet. Es ist ein Scharniergelenk, sehr gut beweglich, das als Hauptgelenk für die

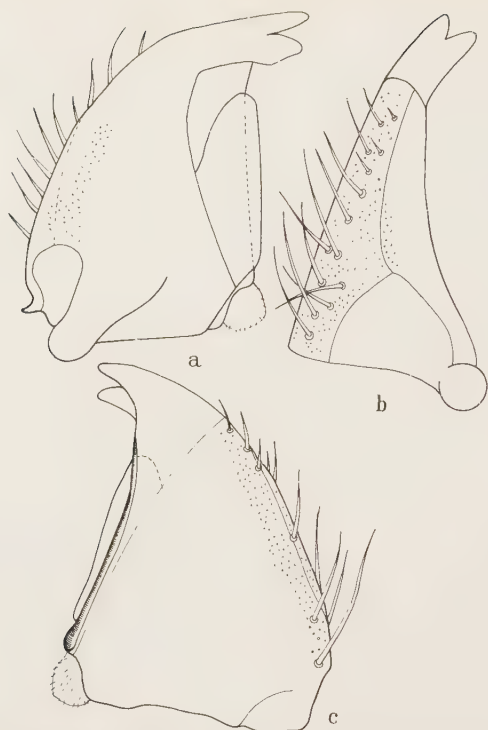


Abb. 3a—c. *Malachius bipustulatus*. Mandibeln. b Lateral; kräftiger Borstenbesatz. Dazwischen Drüsenporen reichlich verstreut. a Ventral; die ohrförmige Lacinia mobilis ragt etwas über die Kante der Kauleiste; basal die mit Trichomen besetzte Postmola. c Schräg von dorsal. Die schmale Kaukante geht vorne in die Schneide des dorsalen Zahnes über, basal ist sie abgerundet (von Postmola abgeschlossen)

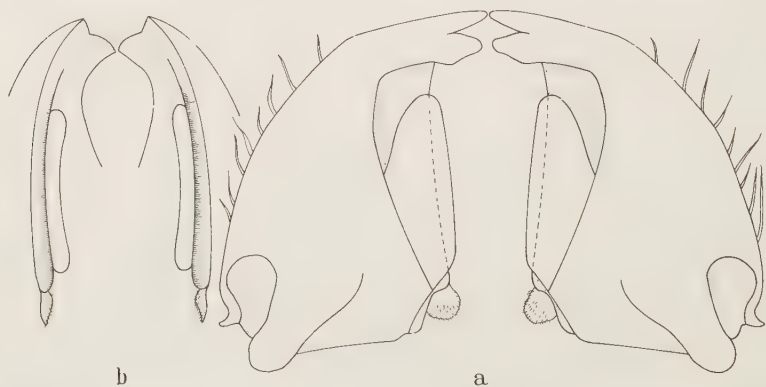


Abb. 4a u. b. *Malachius bipustulatus*. Mandibeln (Symmetrie). a Linke und rechte Mandibel von ventral. b Blick auf die völlig gleichgestalteten Kaukanten von median

Streckbewegungen der Maxille fungiert. Auf dem Cardo sitzen 18—245 μm lange, 5 μm breite Borsten, die basal von Drüsenporen umlagert sind.

Der Stipes bildet den eigentlichen Stamm der Maxille. Er hat an der medianen Fläche eine Öffnung, durch welche die Maxillarmuskeln ziehen. Er ist proximal so breit wie der Cardo und streckt sich, distalwärts spitz zulaufend, lang aus. Seine ventrale Fläche ist konvex, die dorsale Fläche ist dagegen flach und nur von einer dünnen Membran überzogen. Es kommen 19 kleinere Borsten vor und sechs große dicke, die 300 μm lang und 5 μm breit sein können.

In gerader Verlängerung des Stipes schließt sich distalwärts der rundliche Tasterträger (Palpifer) an, der ventral als dreieckige Chitinplatte erscheint und dorsal einen beilförmigen Umriß zeigt; auf ihm inserieren 13 Borsten. Es folgen die vier Glieder des Palpus maxillaris; das erste ist am kürzesten, das zweite ist dreimal länger als dieses. Die zwei letzten Glieder sind in ihrer Grundform annähernd rechteckig, wobei das Terminalglied jedoch mit einer abgehackten Spitze endet. Auf letzterem findet man apical, kurz vor dem abrupten Ende des Palpus, sechs Sinnesplatten von 7 μm Durchmesser, ziemlich regellos verstreut. Dabei kommt es häufig vor, daß zwei Sinnesplatten unmittelbar nebeneinander liegen. Die Endflächen der Terminalglieder sind durch zwei Arten von Sinneselementen charakterisiert. Neben zahlreichen massiven Zäpfchen, wohl Tastzäpfchen, enthält die Fläche größere, hohle kegelförmige Zapfen (wohl Geschmackszapfen) (Abb. 5).

Alle Palpenglieder sind mit durchschnittlich 22—24 Sinnesborsten besetzt (Sensilla trichodea).



Abb. 5. *Troglops albicans*. Linke Maxille von ventral (Beispiel einer Malachiiden-Maxille). Der Palpus ist im Verhältnis zur gesamten Maxille bedeutend größer als bei anderen Malachiiden; auch die Beborstung ist sehr reichlich. Die Galea hat *keinerlei* Trompetenborsten; die Oberfläche zeigt jedoch kuticulare Strukturen. Lateral sind die zahlreichen Sinneskegel angedeutet

An den Stipes schließt sich die keilförmige Subgalea an, deren Unterseite flach ist und sich um die Mediankante nach dorsal biegt. Sie weist 22 kurze, spitze Borsten auf, zwischen denen Drüsenporen ausmünden.

Im Cardio-Stipes-Bereich setzt median eine dünne Gelenkmembran an, auf der dörnenförmige cuticulare Strukturen sitzen.

Es folgt die Galea, deren Oberseite mit einer schmalen, festen Chitinspange beginnt, weiterhin aber einen hell gefärbten, weichhäutigen und daher verformbaren Anteil aufweist. Er hat Schaufelform und ist so verdreht, daß seine Spitze etwas nach ventral gerichtet ist. Die Oberseite der Galea ist so abgerundet, daß sie bei Ruhelage aller Mundwerkzeuge in der Höhlung zwischen den Mandibelspitzen liegt. Ihre Oberfläche ist distal reich mit charakteristischen trompetenförmigen Borsten besetzt, die 24–36 μm lang und 2,5 μm breit werden können, während proximal und dorsal das Trompetenborstenfeld mit einer geringen Anzahl einfacher Borsten beginnt. Der ventro-laterale Rand weist 11 Sensillae basiconicae auf (Länge 12 μm , größte Breite 2,5 μm). Von diesen Sinnesstiftchen besitzt eines keinen Porus, sondern es ist voll und apical zugespitzt (Abb. 5, 9, 20).

An der proximalen medianen Kante der Subgalea setzt die beilförmige Lacinia an, die an der inneren Seite der Maxille nach vorne zieht. Sie ist ebenfalls von weicher Konsistenz und schiebt sich in normaler Lage etwas seitlich über die Galea, um schließlich distalwärts bis in deren halbe Höhe zu reichen. Auf ihrer flach eingebuchteten Medianfläche stehen charakteristische Löffelborsten (50 μm lang, 2,5 μm breit). In Normallage schmiegt sich diese beborstete Fläche der Lacinia der (ebenfalls mit Löffelborsten besetzten) leicht ausgebuchteten Seitenfläche des Labiums eng an. Dorsal befinden sich 40–50 einfache Borsten (Länge bis 60 μm , Breite 5 μm) (Abb. 5, 10, 20).

Das *Labium* verschließt die Unterseite des Mundes (Abb. 20). Es artikuliert mit dem Submentum an der Subgula mittels einer breiten Hautfalte. Das Submentum selbst findet seine feste Form nur in einem rechteckigen Chitinrahmen, der dort, wo er proximal an das Subgulgelenk anschließt, breit ist, an den Lateralkanten aber distalwärts schmaler wird und dessen vordere Begrenzung fehlt. In diesem Rahmen ist eine weiche Chitinhaut ausgespannt.

Eine derartige zarte Chitinhaut bedingt die auffallende Plastizität des gesamten Labiums, dessen Formfestigkeit nur durch die eingeschobenen, schmalen Sklerite, an denen Muskulatur inseriert, gewährleistet ist.

Das Mentum ist eiförmig, hat aber proximalwärts zwei laterale Chitinfortsätze, die schräg nach dorsal in das Submentum hineinragen. An ihnen greift Bewegungsmuskulatur an. Auf die proximale, stärker

sklerotisierte Hälfte des Mentums, die distal-median eingekerbt ist, folgt ein ebenso breiter und weichhäutiger Chitinabschnitt (Praementum), an dem lateral die Labialpalpen sitzen: diese sind dreigliedrig. Das erste quadratische Glied ist das kleinste (6 Borsten), das zweite ist becherförmig (28 Borsten). Das letzte Glied ist größer als die übrigen, verjüngt sich spitzwärts und endet mit einer abgerundeten Fläche. Sechs Sinnesplatten von $7\text{ }\mu\text{m}$ Durchmesser besetzen in gleicher Weise die Endregion, wie bei den Maxillarpalpen. Die Sinneselemente der

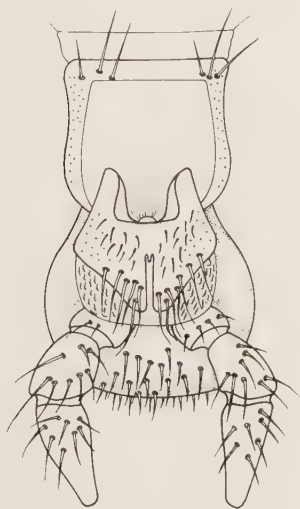


Abb. 6

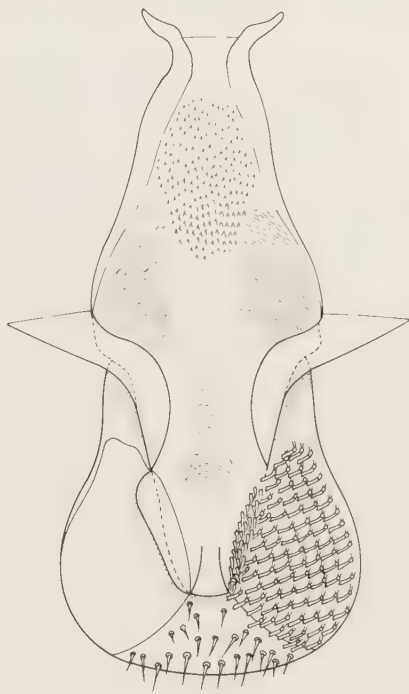


Abb. 7

Abb. 6. *Malachius bipustulatus*. Labium ventral

Abb. 7. *Malachius bipustulatus*. Labium dorsal. Vorne seitlich bei beiden mit Löffelborsten besetzten Felder (rechts ausgezeichnet). Zwischen diese beiden Löffelborstenfelder schiebt sich das Apicalende des Hypopharynx nasenartig vor. Dieser ist vorn glatt; mundwärts verleihen ihm cuticulare Strukturen eine raue Oberfläche

Endflächen sind ebenfalls in gleicher Form und Anzahl wie auf den Maxillarpalpen vorhanden (Abb. 6).

Paraglossen und Glossen sind zu einer Ligula verwachsen, die dorsal über das Praementum hervorragt. Sie hat laterale Seitenwülste, die sich dorsalwärts in konvexe, mit zahlreichen Löffelborsten ($122\text{ }\mu\text{m}$ lang, bis $2,3\text{ }\mu\text{m}$ breit) besetzte Flächen fortsetzt. Die Spitzen der Borsten weisen dorsalwärts, in der Gesamtheit ihrer Strichrichtung schräg nach distal zeigend (Abb. 7). Diese Flächen passen sich als Negativform den

mit ebensolchen Löffelborsten besetzten Flächen der Lacinia an und bilden mit ihnen eine Funktionseinheit.

An den beborsteten Flächen setzt dorsal der wie bei den meisten Coleopteren eingeebnete und mit dem Labium verschmolzene Hypopharynx an, der distal schmal ist, sich nach hinten verbreitert und lateral in zwei dünne, weit überstehende Chitinfalten ausläuft (Abb. 7).

2. Cuticulare Strukturen und Borsten

a) Skulpturelemente (*unechte Haargebilde*)

Die Oberfläche der Cuticula der Malachiidenmundwerkzeuge ist selten glatt; es herrschen Skulpturelemente verschiedenster Ausprägung vor. Meist handelt es sich um ein Sechseckmuster, das möglicherweise dem Oberflächenbild der Epidermiszellen entspricht. Es kann abgelöst werden durch Perlen oder Dörnchen, die nach H. WEBER (1933) generell von einer Epidermiszelle stammen. Dabei kann ein allmählicher Übergang von einfacher Bedörnclung zu zusammenhängender Beschupplung beobachtet werden. Es kommen auch stark verlängerte, haarartig ausgezogene Dörnchen, unechte Haare oder Trichome vor. Hauptsächlich die Sklerite sind von Skulpturelementen besetzt, aber man findet sie auch auf Gelenkhäuten (besonders zwischen Labium und Maxille), wo sie nach H. WEBER (1933) ein Verkleben der gefalteten Häute verhindern sollen.

Ich halte diese cuticularen Bildungen auf den Skleriten der Malachiidenmundwerkzeuge (besonders Dörnchen und Schuppen) für einfachste Hilfsorgane zur Aufnahme und Verarbeitung von Nahrung. Sie haben die Aufgabe, eine gewisse Rauhgkeit der Oberfläche zu schaffen, wodurch Nahrungspartikel besser gepackt und gefördert werden können. Die Strichrichtung ist auch immer so, daß die Spitzen der Dörnchen und Härchen an allen Stellen der Innenflächen der Mundwerkzeuge in Richtung des Pharynx weisen.

b) *Echte Haare (Macrotrichia, Setae) und speziell ausgebildete Borsten*

Die echten Haare haben im Gegensatz zu den Trichomen eine gelenkige Verbindung mit der Cuticula. Sie sind auch hohl und stehen mit der Epidermis durch einen Kanal in Verbindung.

Die Haare der Malachiiden sind drehrund, am Ende zugespitzt, gerade oder gebogen. Speziell für Malachiiden charakteristisch sind aber besonders differenzierte Borsten, die auf Labium und Maxillen vorkommen. Durch Verdickung der Wände und eine von der Grundform der gewöhnlichen Seten stark abgewandelte Einlenkung sind sie für spezifische Funktionen bestens angepaßt.

Trompetenborsten. „Vom ursprünglich schlanken, spitz zulaufenden Typus des Insektenhaares lassen sich Haarformen ableiten, deren Gestalt nicht weniger verschieden ist als ihre Funktion. Vor allem bei gewissen Coleopteren kommen Hafthaare vor, die ihren Sitz in der Regel am Tarsus, aber auch an der Tibienspitze haben; oft treten sie kombiniert mit

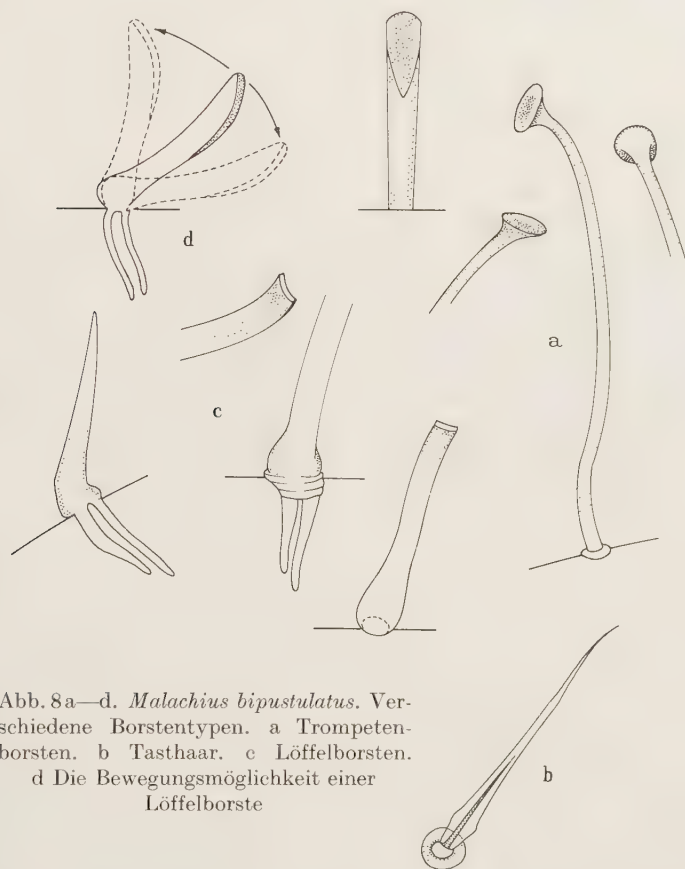


Abb. 8a—d. *Malachius bipustulatus*. Verschiedene Borstentypen. a Trompetenborsten. b Tasthaar. c Löffelborsten. d Die Bewegungsmöglichkeit einer Löffelborste

Drüsen auf und spielen im Leben vieler Insekten eine wichtige Rolle. Als regelrechte Saugnäpfe, ganz besonders hoch entwickelt, kommen sie an den Tarsen der *Dytiscus*-Männchen vor“ (H. WEBER, 1933).

Auch bei Laufkäfern kommen Hafthaare vor, die eine auffallende Ähnlichkeit mit trompetenartigen Borsten haben, die sich auf der Galea der meisten Malachiidenarten finden; mit den geknöpften Borsten, wie sie SCHREMMER (1959) für die Kopfbürste von *Celonites abbreviatus* beschreibt, haben sie eine Verdickung des Endabschnittes gemeinsam.

Diese Trompetenborsten der Malachiiden sind in die weiche Chitinhaut der Galea nicht starr, aber infolge eines nach innen ragenden, besonderen Widerlagers fest eingepflanzt. Der basale Abschnitt ist dickwandig; gegen das Ende werden die Borsten allmählich dünner und biegsamer und erweitern sich schließlich zu einer Endplatte. Die Endfläche ist allerdings nicht abgeplattet, sondern sie weist eine mäßige

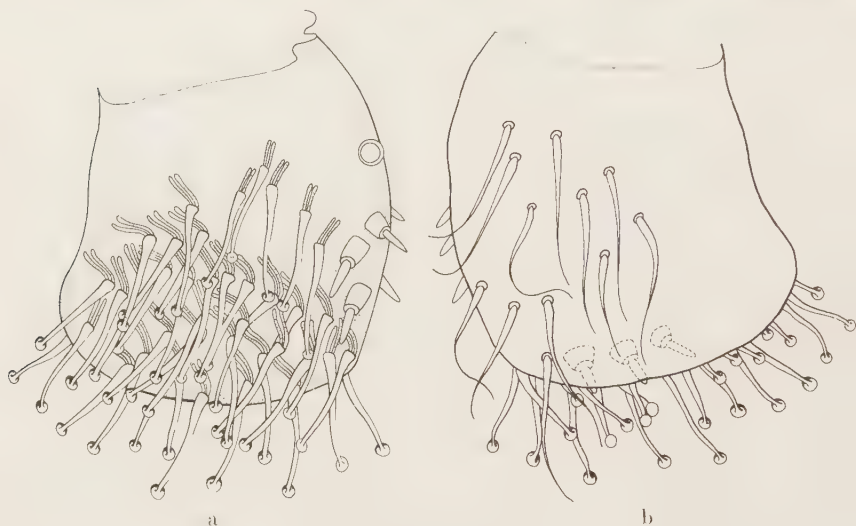


Abb. 9a u. b. *Axinotarsus pulicarius*. a Galea ventral. Beispiel für eine typisch gestaltete Malachiiden-Galea mit ihren Trompetenborsten. Lateral Sinneskegel und eine Sinnesplatte. b Galea dorsal. Über den vorderen Rand ragen die ventral inserierenden Trompetenborsten. Dorsal auch einfache, längere Seten

Aushöhlung auf und erinnert stark an den Trichter einer Trompete oder eine Gummisaugplatte (Abb. 8a, 9, 20).

Nicht alle Trompetenborsten sind jedoch gleichartig gestaltet, sondern es kommen verschiedentlich Abwandlungen des Grundtyps, vorwiegend bezüglich der Endplatte, vor.

Nach WEBER (1933) und EIDMANN (1941) haben Borsten, die bei Insekten auf weichen Chitinhäuten sitzen, im allgemeinen ein festes Widerlager.

Da die Trompetenborsten bei den Malachiiden auf der weichen Galea sitzen und für ihre biologische Aufgabe eine besondere Strichrichtung und Lage einnehmen müssen, ist auch bei ihnen ein festes Widerlager notwendig. Die Trompetenborsten gehen ohne Zwischenschaltung einer besonders ausgedehnten Membran zwischen Epidermis und Borstenansatz in gleicher Stärke in das basale Widerlager über. Borste und basaler Befestigungskörper bilden dabei in Normalstellung

annähernd eine Gerade. An der Übergangsstelle kann man eine Art Wulst feststellen, der als schmaler, randlich gefurchter Ring in Erscheinung tritt. Das Borstenlumen steht durch einen Porus mit dem Widerlager in Verbindung, das ebenfalls hohl ist und eine Öffnung zum Galealumen aufweist. Die Wände des Befestigungskörpers sind anfangs so dick wie die Borstenwände, nehmen schließlich an Stärke zu, um dann

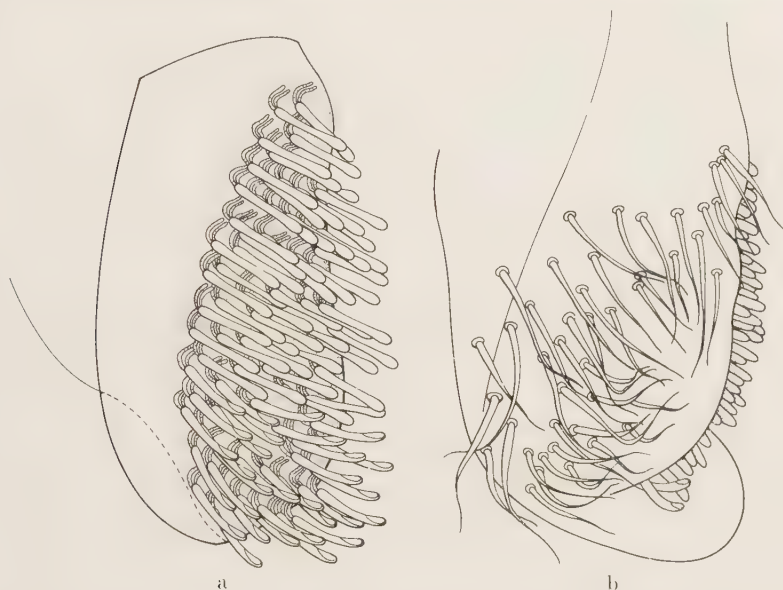


Abb. 10a u. b. *Axinotarsus pulicarius*. Typische Malachiiden-Lacinia. a Lacinia ventral (Ausschnitt). Dicht mit Löffelborsten besetzt. b Lacinia dorsal (Ausschnitt). Dicht mit einfachen Seten besetzt. Vorderes Ende biegt sich nasenartig nach innen.

Am medialen Rand ragen die ventral inserierenden Löffelborsten hervor

schwach S-förmig gebogen und wieder dünner werdend auszulaufen (Abb. 13b).

Löffelborsten. Die Löffelborsten, die auf Labium und Lacinia aller von mir untersuchten Malachiiden regelmäßig auftraten, sind der zweite, in frappanter Weise abgewandelte Borstentyp. Sie sehen aus wie kleine Spatel und dürften in bezug auf ihre Funktion bei der Beförderung von Pollen (innerhalb des Mundbereiches) einzigartig im Insektenreich dastehen.

Ihre besondere Form erhalten sie dadurch, daß ihr drehrunder, kompakter Basalabschnitt sich von der Mitte der Borsten an stetig abflacht. So entsteht ein flach ausgehöhltes, löffel- oder spatelartiges Endstück. Die Endflächen dieser Löffelborsten sind auf dem Labium alle nach innen gerichtet und auf den Lacinien ebenfalls in einer besonderen „Förderebene“ ausgerichtet (Abb. 7, 8c, d, 10, 20).

Die Löffelborsten haben, wie die Trompetenborsten, ein festes, schwach S-förmig gebogenes Widerlager. An der Übergangsstelle Borste-Widerlager beobachtet man ebenfalls einen gefurchten Ringwulst, der aber etwas breiter ist als bei den Trompetenborsten. Widerlager und Borste bilden in Normallage keine Gerade, sondern einen stumpfen Winkel, so daß die Borsten in ihrer Gesamtheit wie Haken aussehen (Abb. 8d, 13b).

3. Epidermale Drüsenelemente und Sinnesorgane

Drüsenelemente. Wie Untersuchungen von D. MATTHES (1962) zeigen, ist der Malachiidenkörper mit epidermalen Drüsen reichlich ausgestattet. Als bevorzugte Stellen, deren Lokalisation an den Sekretaustrittsstellen, den Drüsenporen, kenntlich ist, bezeichnet er Elytren, Kopf und Abdomen. Besonders auffällig ist die häufig sensillengebundene Lokalisation der Drüsenporen.

Bei den Malachiiden kommen auf den Mundwerkzeugen sowohl sensillengebundene als auch freie Drüsenporen vor: Auf der Dorsalseite des Labrums, den Skleriten von Praementum und Mentum und auf den Lateralf Flächen der Mandibeln. So schreibt auch schon MATTHES (1962 a):

„Die für soziale Kontakte bedeutungsvollen Körperpole Vorder- und Hinterende zeigen überdies auch dort, wo es nicht zur Ausbildung eines Excitators kam, eine deutliche Tendenz zur Vermehrung drüsiger Elemente.“

Sensillenfreie Drüsenporen entdeckte ich auch auf der Innenseite der Lacinia mobilis (bei *Malachius bipustulatus* L.).

Sinneselemente. Allgemeines: In der älteren und neueren Literatur wird selten der Versuch unternommen, die verschiedenen Sensillen „ihrer vermuteten Funktion entsprechend einzuteilen oder zu bezeichnen“ (D. SCHNEIDER u. K.-E. KASSLING, 1957), und man weiß über die Sensillenfunktion bei den Insekten noch recht wenig. Auch bei den Malachiiden könnte nur auf elektrophysiologischem Wege Aufschluß über die Funktion der Sinnesorgane gewonnen werden. Ich muß mich daher bei der Beschreibung und Klassifizierung der Malachiiden-Sinneselemente der bisher üblichen Methode, aus der Morphologie der Organe gewisse Schlüsse auf ihre Funktion zu ziehen, bedienen.

Im einzelnen kommen auf den Malachiidenmundwerkzeugen folgende Sinneselemente vor:

1. *Sensilla trichodea* (Sinnshaare)

Sie haben typische Haarform und besetzen regelmäßig die Außenflächen der Mundwerkzeuge (Abb. 2, 3, 5, 6, 8b).

2. *Sensilla chaetica* (Sinnesborsten)

Sie zeichnen sich durch bedeutende Stärke und nur geringe Biegsamkeit aus und kommen bei allen Malachiiden in wechselnder Anzahl (bei den jeweiligen Arten) in zwei randlichen Borstenfeldern des Epipharynx vor. Mit ihren Spitzen weisen sie medialwärts; ihre Gestalt hat dolchartigen Charakter. Der verbreiterte Basalteil lenkt mittels einer Mem-

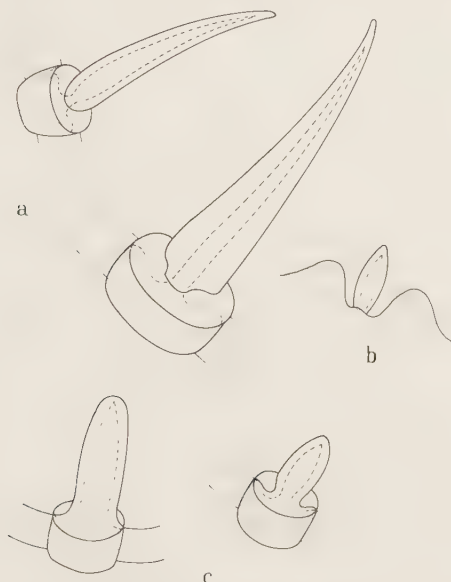


Abb. 11a—c. Sinneselemente von Malachiiden. a Zwei verschiedene Sinnesborsten (*Sensilla chaetica*), b Grubenkegel (*Sensillum basiconicum*), c Zwei verschiedene Sinneskegel (*Sensilla basiconica*)

bran auf dem Epipharynx ein. Sie sind bis knapp zur Spitze hohl (Abb. 2b, 11a).

3. *Sensilla basiconica* (Sinneskegel)

Davon gibt es drei Arten. Es sind zapfenförmige Gebilde, die einer Grundmembran aufsitzen. Sie sind hohl und stehen mit dem „Grundkörper“ durch einen Porus in Verbindung. Ein apicaler Ausfuhrkanal ist wahrscheinlich vorhanden, konnte aber nicht sicher nachgewiesen werden:

a) Längere aber stumpfe Sinneskegel besetzen den Epipharynx in der Anteclypeusregion (Abb. 2b, 11c).

b) Kürzere aber spitze Sinneskegel kommen auf dem Epipharynx verstreut mehr in der Region des Labrums vor (Abb. 2b, 11c).

c) Sinneskegel auf der Galea: Alle Malachiiden verfügen über relativ lange, keulenförmige Sinneskegel, die auf der Galea, gehäuft auf den dorsalen und lateralen Flächen, vorkommen. Sie stehen frei ab und haben einen Grundsockel, der in das Chitin eingelassen ist. Auf der Außenmembran des Sockels steht die verbreiterte Membran des Kegels, der sich apicalwärts langsam verschmälert und schließlich abgerundet

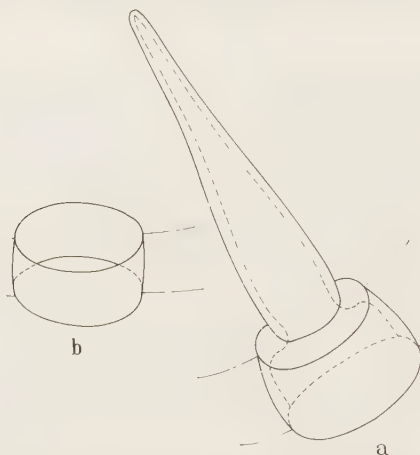


Abb. 12. Sinneselemente von Malachiiden. a Sinneskegel (Sensillum basiconicum), wie er auf der Galea vorkommt. b Sensillum placodeum (außen auf dem Lateralrand der Galea, auf den Terminalgliedern der Palpen und auf dem Epipharynx)

endet. Grundsockel und Kegel sind durchbrochen, und es führt an der Spitze ein Porus nach außen. Die Kegel fungieren ihrer Lage nach vielleicht als Tango- oder Gustorezeptoren (Abb. 9, 12a).

4. *Sensilla placodea* (Sinnesplatten)

Häufig konnte ich auf der Lateralfläche der Galea eine Sinnesplatte sehen, die in ihrem Habitus denjenigen entspricht, die auf den Endgliedern der Labial- und Maxillarpalpen festzustellen waren (Abb. 5, 9, 12b).

5. *Sensilla coeloconica* (Grubenkegel)

Die Organe, die ich so bezeichne, haben Ähnlichkeit mit Grubenkegeln, wie sie KORSCHOLT (1923) und SCHNEIDER (1957) beschreiben. Ein Kanal konnte in den winzigen Kegeln nicht festgestellt werden; ebenso konnte ich nicht eindeutig nachweisen, ob die kegelartigen Gebilde frei auf der Cuticula stehen oder tatsächlich alle in Einsenkungen der Cuticula Schutz finden.

Die Grubenkegel kommen bei allen Malachiiden auf dem Epipharynx in der Tormaeregion vor (Abb. 2, 11 b).

Außerdem sind die Apicalflächen der Endglieder von Labial- und Maxillarpalpen mit typischen Geschmacks- und Tastzäpfchen besetzt, wie sie KORSCHOLT (1923) bei *Dytiscus marginalis* beschreibt.

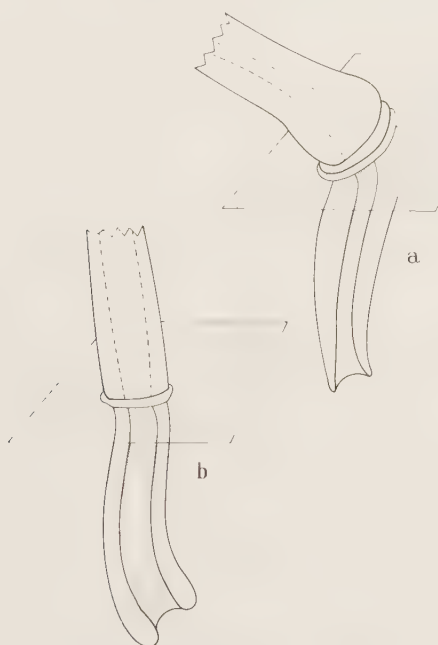


Abb. 13a u. b. *Malachius bipustulatus*. Basale Befestigungskörper (Widerlager) von Löffel- und Trompetenborsten. Das dünne Chitin von Galea und Lacinia angedeutet. a Gelenk und Widerlager einer Löffelborste. b Gelenk und Widerlager einer Trompetenborste

4. Die Mundwerkzeuge anderer Arten

Die Mundwerkzeuge weiterer Arten der Gattung *Malachius* (*M. marginellus*, *M. spinipennis*, *M. viridis*, *M. elegans*, *M. aeneus*) entsprechen weitgehend den Verhältnissen, wie sie für *M. bipustulatus* geschildert wurden. Die beiden Mandibelzähne sind stets gleich lang. *M. spinipennis* nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als die Postmola klein ist und gerade den Winkel auszufüllen vermag, der zwischen Kaufläche und Basalkante ausgespart ist. Die Länge der Trompetenborsten liegt bei *Malachius*-Arten zwischen 50 und 70 μm . Ihre Breite beträgt 2,5 μm . Die Maße für *M. aeneus* liegen, entsprechend seiner Größe, sowohl für Trompeten- als auch für Löffelborsten höher.

Mit Ausnahme von *Troglops albicans* wichen alle übrigen von mir untersuchten Malachiidenarten (*Axinotarsus pulicarius*, *A. marginalis*, *Anthocomus fasciatus*, *A. bipunctatus*, *A. coccineus*, *Ebaeus affinis*, *Attalus ruficollis*, *Charopus flavipes*) hinsichtlich der Apicalzähne der Mandibeln vom *Malachius*-Typ ab. Der Dorsalzahn dieser Arten ist stets länger als der Ventralzahn (Abb. 14).

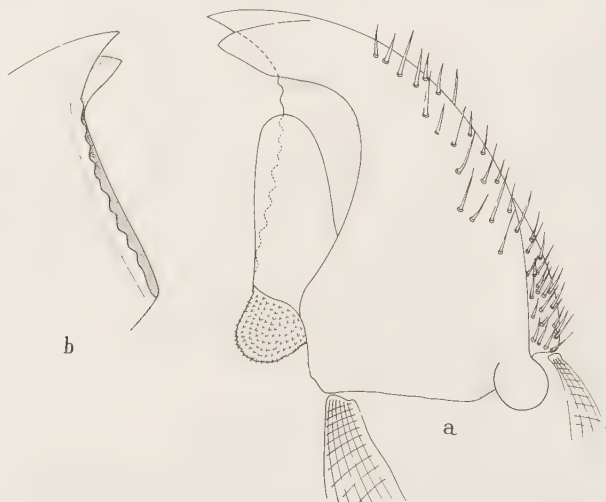


Abb. 14 a u. b. *Axinotarsus marginalis*. Mandibel. a Ventral. b Dorsal. Der dorsale Rand der Kaukante ist gezähnt. Postmola relativ groß

Die beiden Vertreter der Gattung *Axinotarsus* zeichnen sich allen anderen Arten gegenüber dadurch aus, daß der dorsale Kaukantenrand gezähnt ist. Von diesen abgerundeten und geschärften Zähnchen (Abb. 14) konnte ich bei *A. pulicarius* 13, bei *A. marginalis* 10 zählen. Ob es sich hier generell um ein Gattungsmerkmal handelt, kann nach Untersuchung nur zweier Arten noch nicht entschieden werden. Bei *A. pulicarius* konnte ich überdies feststellen, daß die Kaukante relativ kürzer als bei der Gattung *Malachius* ist. Dafür ist die Postmola, die in der nun vergrößerten Aussparung sitzt, etwas verbreitert.

Die Sinneselemente des Epipharynx liegen bei der Gattung *Axinotarsus* sowie bei *Ebaeus affinis* gegenüber der Gattung *Malachius* in wesentlich abgeänderter Anordnung und Form vor. Bei *Axinotarsus pulicarius* befinden sich in der Mitte an Stelle der vollen Sinnesstifte zwei Sinneskegel von 10 μm Länge. Proximalwärts setzen sich zwei Reihen von Sinneskegeln (im ganzen 10) fort, die 6 μm Durchmesser haben. Zwischen den Reihen der Sinneselemente zählt man eine Ansammlung von 34 feinsten, spitzen Sinnesstiften, die nicht den Habitus eines

typischen Sinneskegels aufweisen, sondern eher an kleine Sinnesborsten erinnern (Abb. 15).

In der Ante-Postclypeusregion setzen sich die zwei Reihen der Sinneselemente beiderseits in 6—7 Sinneskegeln fort, zwischen denen nochmals 12 feinste Sinnesstiftchen inserieren. Die zwei „Sinnesplattenfelder“ in der Tormaeregion bestehen aus je 10 Elementen (hier deutlich sichtbare, feinste Fortsätze daraus hervorgehend).

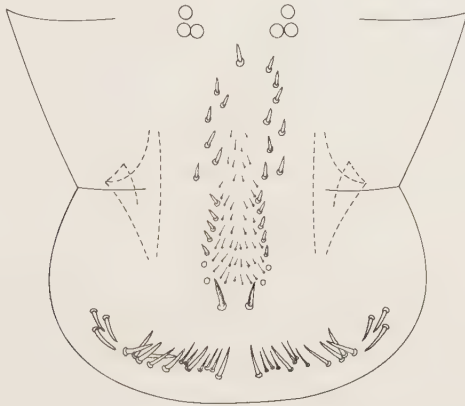


Abb. 15. *Axinotarsus pulicarius*. Labrum ventral. Zwischen den Reihen der Sinneskegel Ansammlung von feinsten, spitzen Sinnesstiftchen

Bei *Ebaeus affinis* gruppiert sich in der Mittelregion des Epipharynx, die bei anderen Malachiiden durch zwei volle Sinnesstifte charakterisiert ist, ein Feld von 30 regellos verteilten Sinneskegeln ($2,5\ \mu\text{m}$ Durchmesser). Ihm folgt, proximalwärts zum Anteclypeus übergreifend, ein langgestrecktes Feld von 75—80 feinsten Sinnesstiftchen (oder Sinnesborsten). Rechts und links davon befinden sich als besonderes Merkmal Porenfelder, die sich aus je 106 Poren zusammensetzen: sie stellen die Umrundung eines feinen, nach innen konisch zulaufenden Kanals dar. Die obligatorischen Sinnesplattenfelder in der Region der Tormae sind auch hier vorhanden (je 10 Elemente) (Abb. 16).

Der Epipharynx von *Troglops albicans* ist mit auffallend wenig Sinneselementen besetzt (Abb. 18).

Lacinia mobilis und Postmola gehen bei *Ebaeus affinis* fließend ineinander über. Viel überraschender ist allerdings die Tatsache, daß diesem Malachiiden die Trompetenborsten völlig fehlen. Dafür ist die mediane Fläche der Galea mit feinsten, spitzen Trichomen übersät. Ihre Aufgabe dürfte es sein, der Oberfläche dieser Galeateile eine gewisse Rauigkeit zu verleihen (Abb. 17), um Nahrungspartikelchen besser erfassen zu können. Damit wären sie ein bescheidener Ersatz für die

fehlenden Trompetenborsten. Trompetenborsten fehlen aber auch *Troglops albicans* (Abb. 5). Wir kennen leider seine Speisekarte noch nicht, es steht aber fest, daß er kein Pollenfresser ist (MATTHES, 1962a) und wohl deshalb auf diese Borstenelemente verzichten kann.

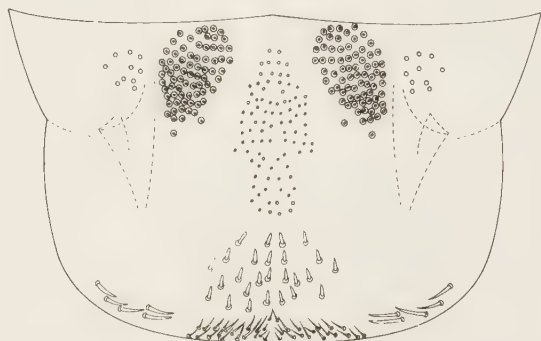


Abb. 16

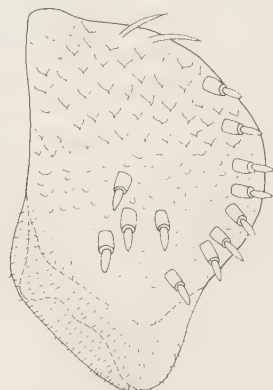


Abb. 17

Abb. 16. *Ebaeus affinis*. Labrum ventral. Distal-lateral je 5 dolchartige Borsten; Mittelregion durch regellos verteilte Sinneskegel markiert; zum Anteclypeus übergreifend ein Feld von feinsten Sinnesstiftchen. Rechts und links davon je zwei Anhäufungen von Porenelementen mit nach innen konisch zulaufendem Kanal; außerdem Sinnesplattenfelder in Tormaeregion

Abb. 17. *Ebaeus affinis*. Galea dorsal. Trompetenborsten fehlen; als funktioneller Ersatz treten auf der Medianfläche feinste, spitze Härchen auf; diese gehen lateralwärts in kleine Dörnchen und Schüppchen über; Sinneskegel stehen frei von der weichen Chitin-Oberfläche ab



Abb. 18

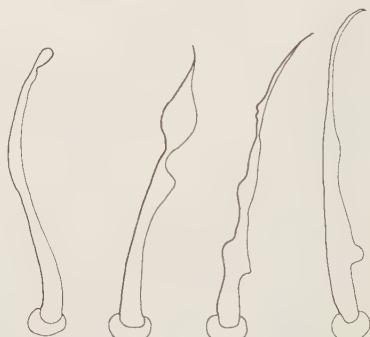


Abb. 19

Abb. 18. *Troglops albicans*. Labrum ventral. Relativ wenig Sinneselemente

Abb. 19. *Charopus flavipes*. Verschieden geformte Haare aus der Mundregion, zum Teil mit tuberkelartigen Erhebungen

Der kleine *Charopus flavipes* schließlich verfügt über relativ lange Trompetenborsten (bis 40 μm) von nur 1 μm Breite. Die bei dieser Art auf Labrum, Palpen und Labium inserierenden Seten können verschiedenst geformt sein und sind zum Teil von tuberkelartigen Erhebungen bedeckt, wie sie MATTHES (1962a) für Haare des Excitators beschrieb (Abb. 19).

C. Funktionsmorphologischer Teil

I. Die Methoden (und deren Begründung)

In der Biologie wird heute mit drei grundsätzlichen Methoden der Praxis gearbeitet, die sich in ihrer Leistungsfähigkeit gegenseitig ergänzen: Beobachtung und Beschreibung, das Experiment am biologischen Objekt und die Herstellung eines Modells. STRASS („Modell und Erkenntnis“ 1963) rät, zur Modellierung solle man immer dann greifen, wenn die präparativen Methoden am biologischen Objekt nicht ausreichen, um eine Fragestellung zu beantworten.

Ich überbrückte die technischen Schwierigkeiten der unmittelbaren Analyse der komplexen mechanischen Wirkungsweise der winzigen Malachiidenmundwerkzeuge, indem ich ihre Einzelteile in vergrößertem Maßstab modellierte und dann diese zu einem Gesamtmodell vereinigte. Ein derartiges „Forschungsmodell“ hat den Vorteil, daß die untersuchten Erscheinungen meßbar sind und eine plastische Anschauung vom Objekt vermittelt wird.

Auf diese Weise konnte ich einen sichereren Weg beschreiten, als ihn EVANS noch 1965 gehen mußte:

“Much of the feeding process must be deduced as it cannot be observed directly”,

oder POPHAM (1960), welcher schreibt:

“Although the feeding of *Arixenia* and *Hemimerus* has not been directly observed, it is reasonable to assume that the mouthparts of these insects are moved in a similar way to those of *Forficula* and *Periplaneta*”.

Ich formte Modelle der Mundwerkzeuge von *Malachius bipustulatus* im Maßstab 250:1. Nach umfassender zeichnerischer Durcharbeit der Objekte fertigte ich mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates einen Grundriß, einen Aufriß und zwei Seitenrisse an. Die Risse wurden auf Pappe geklebt und ausgeschnitten. Ich erhielt auf diese Weise von vier Seiten solide Projektionen der Mundteile im erwünschten Maßstab.

Auf einen vorgekneteten, weichen Tonblock mit ebener Oberfläche ritzte ich die Umriss einer — der größten — Schablone ein und schälte senkrecht zu deren Projektionslinien die erste Grobform heraus. Nach Anlegen der übrigen Schablonen von den anderen Seiten und gleichem Vorgehen entstand ein vergrößertes, maßstabgerechtes Modell, allerdings ohne feinere Profilierung an schwieriger darstellbaren Bezirken.

Die Feinarbeit bereitete keinerlei Schwierigkeiten: Ich hielt das vorliegende rohe Modell in beiden Händen; zwischen den Unterarmen befand sich das Stereomikroskop. Die natürlichen Feinformen wurden nach vergleichendem Abschätzen von Objekt und Modell auf letzteres übertragen. Mit dem Tasterzirkel konnte ich die Entfernungen markanter Punkte im Modell nachprüfen, nachdem ich vorher

mit dem Meßokular Messungen ausgeführt und sie in den entsprechenden Maßstab umgerechnet hatte.

Nach Fertigstellung ergaben sich höchstens bedeutungslose minimale Abweichungen des Modells von der natürlichen Form.

II. Die Funktion der Mundwerkzeuge von *Malachius bipustulatus* L.

1. Das Ineinandergreifen der einzelnen Teile

a) Maxillen (Bewegung, Förderung des Pollens)

Zum Aufnehmen des Pollens senkt *Malachius bipustulatus* den Kopf, bis die Palpen die Nahrung berühren können: dann werden die Galeae der Maxillen so weit wie möglich vorgestreckt. Das geschieht besonders durch eine Streckung des Cardio-Stipeswinkels, wobei sich die beiden Maxillen gleichzeitig parallellaufend vorbewegen.

Die Galeae erreichen mit ihren besonders gestalteten „geknöpften“ Borsten den Pollen. Wie mit einem Pinsel, den man in Mehl taucht, wird (oft 2—3mal) getupft, wonach die mit Pollen behafteten Galeae zurückgezogen werden (Abb. 20/1, 21, 23). Sie führen in gestreckter Stellung eine Raffbewegung nach median aus, treffen sich in der Medianlinie und führen ihre Rückbewegung in der Medianlinie aus. Dabei ist die Bewegung von hinten nach vorne stärker ausgeprägt als die seitwärts gerichtete Bewegung der Maxillen.

Die Galeae schaffen den zwischen und an ihren Trompetenborsten haftenden sowie zwischen ihren Medianflächen eingeklemmten Pollen gemeinsam bis vor das Labium, wonach sie seitlich, in inniger Berührung mit den Löffelborstenfeldern des Labiums, an diesem vorbeigleiten. Dabei geraten die Galeae und die mit Pollen behafteten Trompetenborsten in engen Kontakt mit den Löffelborsten des Labiums. (Der zwischen den Galeae befindliche Pollen wird sofort von der Präoralhöhle aufgenommen.) (Abb. 20/2).

Die Trompetenborsten gleiten durch die Zwischenräume der Löffelborsten (Abb. 22), die vorher den seitlichen Labrumflächen anliegend in ihren Gelenken passiv aufgestellt werden und wie eine steife Bürste mit ihren löffelförmigen nach innen gerichteten Endflächen den Pollen von den Galeae abstreifen. Die bewegliche Einlenkung der Löffelborsten in das weiche Chitin des Labiums (bzw. der Lacinia) gestattet es diesen, ihre Aufgabe zu erfüllen, ohne das Spiel der Mundteile störend zu beeinflussen.

Der zwischen den Labiumborsten befindliche Pollen wird nun durch die Kehrwirkung der ebenfalls mit Löffelborsten besetzten Laciniae zwischen die Mandibeln geschoben: Beim erneuten Vorwärtsgleiten der ganzen Maxille bewegen sich die Laciniae, seitlich abspreizend und etwas drehend, von schräg unten nach dorsal über die seitlichen Labium-

flächen. Dabei sind ihre Löffelborsten ebenfalls in Richtung der Bewegungsrichtung gestellt. Mit diesen Löffeln streifen die Laciniae den



Abb. 20. *Malachius bipustulatus* (Mundwerkzeugkomplex). Zeichnung nach einem maßstabgerechten Tonmodell (250:1): *L* Labrum (gestrichelt), *Mr* und *Ml* rechte und linke Mandibel, *Mxl* linke Maxille (rechte nicht gezeichnet), *G* Galea, *Lac* Lacinia, *Lab* Labium (links Löffelborsten nur angedeutet). (Maxillar- und Labialpalpen nicht gezeichnet.) 1 Tupf- und Raffbewegung. 2 Rückziehen der Galea in Kontakt mit seitlicher Labiumfläche. 3 Weitertransport des Pollens durch Lacinia in Praeoralhöhle. 4 Transport durch Spiel der Mandibeln, sowie Labrum und Labium

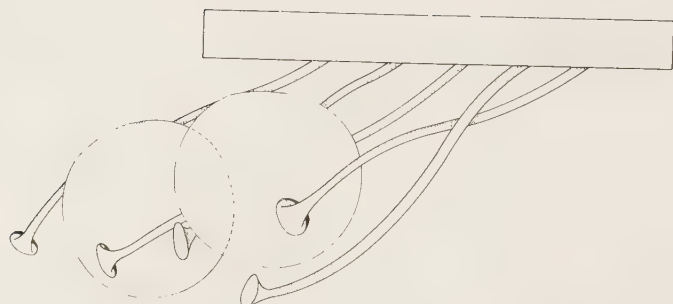


Abb. 21

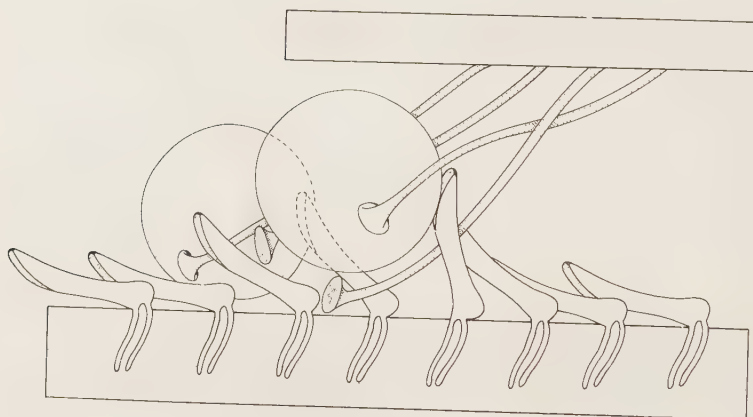
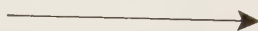


Abb. 22

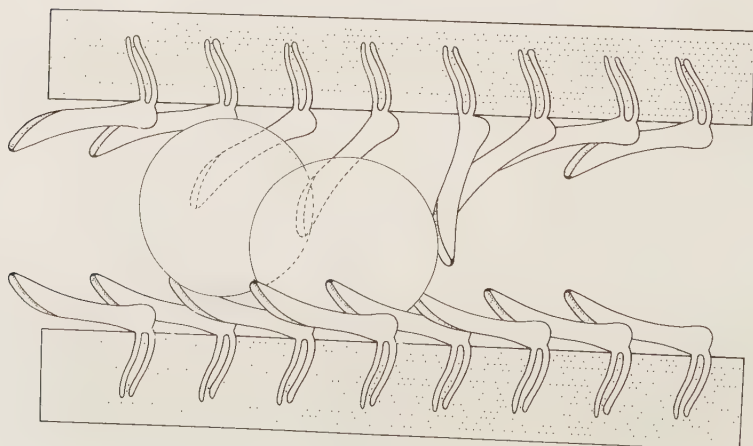


Abb. 23

Abb. 21—23 (Legenden s. S. 403)

Pollen von den Löffelborstenfeldern des Labiums, dessen Borstenelemente dabei niedergeklappt werden, wobei sie den festgehaltenen Pollen freigeben (Abb. 20/3). Die „Löffel“ der Laciniae sind ihrerseits jetzt so gestellt, daß sie durch den Kontakt ihrer Spitzen mit dem Labium etwas abgespreizt werden: dafür gelten dieselben Prinzipien wie für die Labiumborsten (Abb. 23).

Der Pollen wird auf diese Weise zwischen die vorderen Abschnitte der Molarflächen der Mandibeln (Präoralhöhle) gekehrt, die ihn in der weiteren Folge zwischen sich verkneten. (Der weitere Weg der Nahrung: Siehe Mandibelfördersystem und Epi-Hypopharynxsystem.)

b) Mandibeln

Wie bereits beschrieben, haben die Mandibeln dorsal und ventral zwei Einlenkungsstellen an der lateralen Basis, dorsal eine Gelenkpfanne (Abb. 3c), in die eine Kugel der äußeren Kopfkapsel eingreift, ventral eine vorspringende Kugel (Abb. 3a u. b, 4a, 26, 27), die in einer Pfanne der Kopfkapsel einlenkt. Durch beide kann man sich Achsen gelegt denken, die nahezu senkrecht auf der Frontalebene stehen (bei *Malachius bipustulatus* in kleinem Winkel von der Senkrechten abweichend) und um welche die Mandibeln, sich drehend, greifende Bewegungen ausführen können (Abb. 24, 25).

Abb. 21. *Malachius bipustulatus* (Maxille, Galea). Zeichnung halbschematisch; Ausschnitt aus mit Trompetenborsten besetzter distaler Galeafläche. Vorgang (Einkehren des Pollens): Bei der sog. Raffbewegung der Maxillen geraten Pollenkörner — hier dargestellt der Pollen von Windblütlern — zwischen die Trompetenborsten der Galeae. Der glatte und mehlig Pollen wird zwischen den Trompetenborsten festgeklemmt bzw. von der Oberfläche der Endplatten adhäsiv festgehalten

Abb. 22. *Malachius bipustulatus* (Galea, Innenfläche des Labiums). Zeichnung halbschematisch; Ausschnitt aus mit Trompetenborsten besetzter distaler Galeafläche und mit Löffelborsten besetzter Innenfläche des Labiums. Vorgang (Abstreifen des Pollens): Mit Pollen behaftete Trompetenborsten werden durch die Löffelborstenreihen des Labiums gezogen (Pfeil!). Löffelborsten richten sich auf und streifen den Pollen von den Trompetenborsten; danach Zurückschnellen der Löffelborsten in Ausgangsstellung und Freigeben des eingekehrten Pollens

Abb. 23. *Malachius bipustulatus* (Labiuminnenfläche, Lacinia). Zeichnung halbschematisch; Ausschnitt aus mit Löffelborsten besetzter Innenfläche des Labiums und ebenfalls mit Löffelborsten besetzter Lacinia (der Maxille). Vorgang (Weitertransport des Pollens): Abgespreizte Löffelborsten der Lacinia gleiten durch Löffelborstenreihen des Labiums und streifen dazwischen befindliche Pollen ab. Löffelborsten des Labiums durch „Kehrdruk“ eng an das Labium angepreßt und dadurch Pollen freigebend. Nach Passieren des Labium-Löffelborstenfeldes Löffelborsten der Lacinia in Ausgangslage zurückschnellend und Freigabe des Pollens.

(Bewegungsrichtung der Lacinia: Pfeil!)

Beim Freßakt führen sie also, ihrer einfachen Artikulation gemäß, Zangenbewegungen aus, d. h. sie arbeiten gegeneinander. Bei Kontraktion des kräftigen Mandibularadduktors bewegen sie sich gegen die Mediane zu, durch Kontraktion des Abduktors seitwärts. „Ihre Spitzen

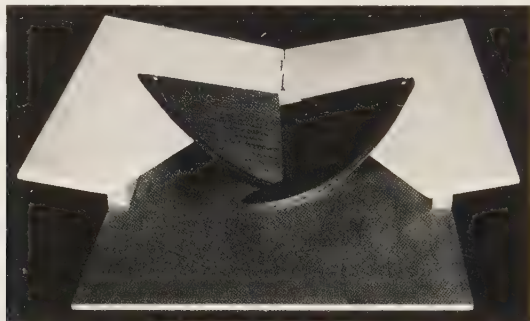


Abb. 24. Holzmodell. Lagebeziehungen der Mandibeln (Holzkeile) zueinander. Einlenkungsachsen der Mandibeln in kleinem Winkel zueinander stehend; die apikalen Zähne können aneinander vorbeigleiten, und die geraden Kaukanten passen aufeinander. Ohne den Einlenkungswinkel zu verändern, kann auch die gegenüberliegende Mandibel in derselben Weise unter die andere gleiten



Abb. 25. Lagebeziehungen der Mandibeln (Holzkeile) zueinander. Holzmodell. Einlenkungsachsen der Mandibeln (Verbindungslinien jeweils durch die zwei Gelenke der Mandibeln) parallel zueinander stehend; so weder eine Scher- noch eine Kauwirkung möglich, da die apikalen Zähne ein völliges Schließen der Mandibeln verhindern

beschreiben Teile eines Kreises, dessen Mittelpunkt in dem Gelenk Mandibel-Kopfkapsel liegt“ (Gross, 1930).

Während bei vielen anderen Insekten die Mandibeln asymmetrisch gebaut sind und stets immer nur die rechte oder die linke als Aufnahmeorgan der anderen dient, lösen sich die *symmetrischen Mandibeln der Malachiiden* wechselweise in dieser Aufgabe ab. Es greift so beim Zu-

beißen die eine Mandibel mit ihren zwei Zähnen vor die der anderen, die ihrerseits beim nächsten Zubeiß den Vorgriff ausführt (Abb. 26). Dieser alternierende Rhythmus (den auch ein von mir gedrehter 16 mm-Schmalfilm zeigt) wird allerdings nicht immer eingehalten. So kommt es vor, daß mehrere Male nur mit der einen Mandibel vorgegriffen wird.

Dieses Vorgeifen kommt durch eine Phasenverschiebung im Bewegungsablauf zustande, d. h. eine Mandibel hinkt zeitlich immer etwas



Abb. 26

Abb. 27

Abb. 26. *Malachius bipustulatus*. Tonmodelle der symmetrischen Mandibeln. Schließphase, ventral; Vorgeifen der rechten Mandibel vor die linke; Die beiden geraden Kaukanten stehen gegeneinander (in dieser Phase Zerquetschen der Pollennahrung); der dorsale Zahn der linken Mandibel befindet sich in der grubenförmigen Aussparung der rechten Mandibel zwischen deren zwei Zähnen

Abb. 27. *Malachius bipustulatus*. Tonmodelle der symmetrischen Mandibeln. Öffnungsphase in ventraler Ansicht. Rechte Mandibel (ventral-median): Vorne die grubenförmige Aussparung zwischen den zwei Zähnen; Schneidekante des dorsalen Zahnes geht allmählich in die geriefelte Kaukante über, die basal abgerundet endet; über der Kaukante die ohrförmige Lacinia mobilis; oben der abgerundete Condylus; im ganzen die Pyramidenform der Mandibel zu erkennen. Linke Mandibel (ventral, halb von vorne): Die kompakte Form der Mandibel zu erkennen; vorne die zwei Zähne; Lacinia mobilis über der geraden Kaukante nicht herausmodelliert

hinter der anderen nach. Dadurch gleiten die Zähne der einen hinter denen der anderen vorbei und zwingen die sich gegenüberliegenden geraden Kaukanten, sich *nicht* in der Medianlinie zu treffen, sondern im Wechsel, in kleinem Winkel nach rechts oder links abweichend, jeweils in der Richtung der übergreifenden Mandibel (Abb. 24, 26, 28, 29).

Eine gleichzeitige Schneide- und Kaufunktion bei den symmetrischen Mandibeln der Malachiiden (bzw. *Malachius bipustulatus*) ist also möglich:

1. Durch eine Winkelstellung der Mandibeln gegeneinander (d. h. ihre Drehachsen stehen nicht parallel zueinander, sondern in kleinem Winkel zueinander geneigt) (Abb. 24, 25).

2. Durch eine Phasenverschiebung bei der Bewegung der Mandibeln, wobei eine immer vor die der anderen greift und umgekehrt.

Bei einem Kauakt gleiten die Zähne der einen Mandibel hinter denen der zweiten vorbei. Sie berühren sich dabei so innig, daß deren Kanten haarscharf aneinander vorbeigleiten. Dadurch üben sie eine ideale Scherwirkung aus. Die Schneidewirkung beginnt beim Zusammentreffen der Spitzen. Durch Winkelstellung und Phasenverschiebung sind die Zähne dabei so versetzt, daß jeweils ein ventraler Zahn der übergreifenden Mandibel zwischen den zwei anderen der gegenüberliegenden Mandibel eingreift (Abb. 26). Dadurch kommt ein allseitiger enger Kontakt zwischen den scharfen Kanten der Zähne zustande. Ein Pflanzenstück oder ein Stengel werden wie mit einer Zwickzange durchgeschnitten.

Bei der weiteren zubeißenden Bewegung setzt sich diese Scherwirkung fort durch das gegenseitige Vorbeigleiten der dorsalen medianen Innenkanten und findet dort ihr Ende, wo die Schneidekante allmählich in die schmale Kaukante übergeht. Hier treffen die langen Molarflächen aufeinander und bilden eine natürliche Sperre für ein weiteres Vorbeigleiten der Schneideflächen.

Da die Mandibeln sich immer gegenseitig im Wechsel *vorgreifen*, treffen deren Kaukanten nicht in ganzer Länge aufeinander; der letzte abgerundete, schmale Molarteil *einer* Mandibel ist dabei immer außer Funktion, so daß er keine Quetschwirkung ausüben kann (Abb. 26, 28).

Eine Scherwirkung bzw. Schneidefunktion kann nur dann zustande kommen, wenn die schneidenden Kanten mit gewissem Druck gegeneinander gepreßt werden. Es ist daher anzunehmen, daß die beiden Mandibeln beim Schneidevorgang etwas gegeneinander verspannt sind.

Nahrungsförderung durch das Mandibelsystem. An der Förderung der Nahrung von der distalen Mundregion bis zum Pharynx sind Epi- und Hypopharynx (bzw. Labrum und Labium) beteiligt. Jedoch allein schon durch das Spiel der Mandibeln wäre theoretisch der Weitertransport des Pollens möglich (Abb. 20/4). Abb. 28 u. 29 und ein Modell sollen diesen denkbaren Weg der Nahrungsförderung veranschaulichen. Die feuchten bzw. öligen Pollenkörner gelangen zwischen die distalen schmalen, geriefelten Kaukantenflächen der Mandibeln im Bereich der Präoralhöhle. Sie nehmen zwischen den sich im Wechselspiel ab- und adduzierenden Mandibeln den in der Abb. 28 gezeigten Weg. Dabei werden sie von der rechten Kaufläche zur linken geschoben und von dort wieder zurück usw.

In fünf Phasen (4. und 5. Phase der Abb. 28 vereinigt gezeichnet) wandert das Pollenkorn von den distalen schmalen über die proximalen, breiter werdenden Kaukantenflächen, wobei es gleichzeitig durch die zangenförmigen Bewegungen der Mandibeln geknetet und zerkleinert wird (weitere Erklärungen s. Abb. 28).

Das Modell (Abb. 30, 31) zeigt jedoch, daß die Verhältnisse unserer Zeichnung nur dem Idealfall entsprechen. Je weiter die Nahrung nämlich entlang der Mandibelkauflächen proximalwärts wandert, desto größer wird die Schrägstellung der Kauflächen in Beziehung zu dem einzelnen Nahrungsteilchen. Die Länge der Förderstrecken nimmt daher von vorne nach hinten infolge teilweise Abgleitens der Nahrungsteilchen stetig ab; die Förderkraft wird immer geringer (Abb. 29b).

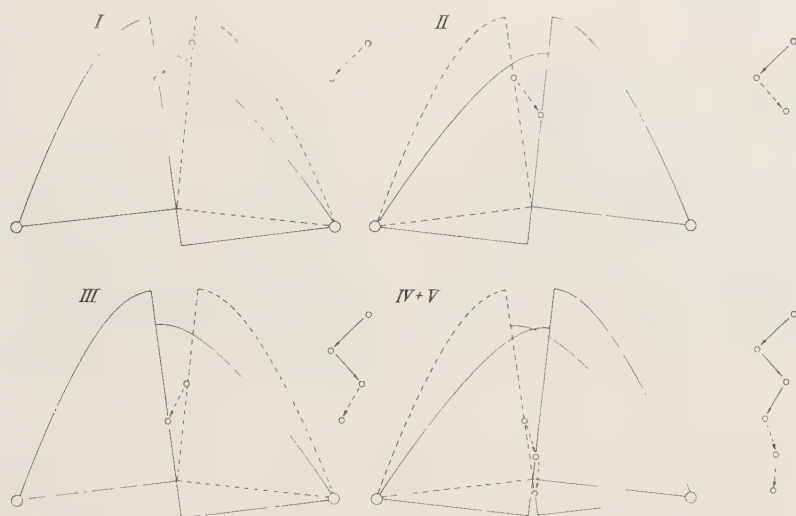


Abb. 28. Mandibelbewegung; Gestrichelt = Lage vor der Bewegung; ausgezeichnet = Lage nach vollführter Adduktion. Nahrungsweg: Gestrichelt = Weg des Nahrungspartikelchens während der Adduktion; ausgezeichnet = bereits zurückgelegte Wegstrecken. Neben jede Bewegungsphase ist der zickzackförmige Weg des Partikelchens eingezeichnet, welches bei jedem Schub über die Medianlinie befördert wird. Phase I: Pollenkorn wandert durch den Schub der rechten Mandibel (Kaufläche) zum linken Mandibel-Kaurand. Phase II: Linke Mandibel schiebt das Pollenkorn zur rechten Mandibel, nachdem letztere abduziert wurde. Phasen III bis V: Weiterer Weg des Pollens zwischen den Kaukanten im Wechselspiel der Ab- und Adduktion der Mandibeln

Das Modell bestätigt diese Überlegungen:

Zwei Holzkeile, maßstabgetreue aber vereinfachte Nachkonstruktionen der Projektionen zweier Mandibeln (ohne Zähne) brachte ich auf einer ebenen Fläche (Holzbrett) in „Ausgangslage“ an, so wie man sie meist bei toten Tieren vorfindet (Abb. 30, 31). Die lateralen Ecken versah ich mit Gelenken, um die sich die Keile bewegen konnten, und zwischen die „Kauflächen“ legte ich Plastilinkugeln (Pollenkörner).

Das Holzbrett stellt dabei den Hypopharynx dar (in Wirklichkeit wie eine Zunge beweglich), auf dem die Pollenkörner ruhen, während

eine Polyäthylen-Folie das sonst ebenfalls bewegliche Labrum verkörpert. Zwischen Holzbrett und Folie wird der Pollen in gleicher Weise eingeklemmt und elastisch gehalten, wie in der Mundhöhle zwischen Hypopharynx und Labrum (bzw. Epipharynx). Einer seitlichen Verschiebung steht nichts im Wege.

Ahmt man das Wechselspiel der Mandibeln nach, indem man die Holzkeile entsprechend bewegt (s. o. Bewegungsbeschreibung), so

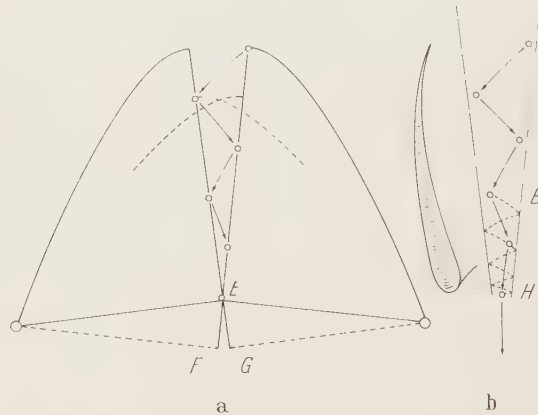


Abb. 29. a Mandibel-Fördersystem. Projektion der Mandibeln von *Malachius bipustulatus* (ausgezogene Linien); gestrichelte Linien: Lagebeziehung zwischen rechter und linker Mandibel nach jedem Kau- bzw. Förderakt. Zeichnung halbschematisch. Kreise und Pfeile: Weg eines Nahrungspartikelchens von der distalen Mundregion (Pracoralhöhle) entlang der Mandibelkaufflächen bis zum Pharynx-eingang (bei ideal angenommener Förderwirkung). Dreieck *EFG* ist die „tote Zone“, wo weder Kau- noch Förderwirkung stattfindet; hier treten in sinnvoller Weise die plastischen Postmolae in Aktion und bewegen die Partikelchen schubweise (synchrong mit den Mandibelbewegungen) bis zum Pharynxeingang. b Mandibel-Fördersystem. Links: Kauffläche einer Mandibel von median. Rechts: Kreise und ausgezogene Pfeile den Weg eines Nahrungspartikelchens von der distalen Mundregion bis zum Pharynxeingang bei idealer Förderwirkung bezeichnend. Gestrichelte Linie von *B* bis *H*: Partikelchen infolge Abgleitens von der idealen Zickzacklinie abweichend; Nahrung wird im Bereich der breiter werdenden Kaufflächen sehr oft hin- und herbewegt

wandern die Plastilinkugeln tatsächlich in eindrucksvoller Weise bei jedem Schub der „Mandibelkaufflächen“ (mediane Holzkeilflächen) sowohl von einer Seite auf die andere, als auch gleichzeitig eine kleine Strecke rückwärts.

Je weiter die Plastilinkugeln die Kantenflächen nach rückwärts entlangwandern, desto kürzer werden die Förderstrecken.

Abb. 29 soll die Transportwirkung der Mandibeln demonstrieren. Es wurden bestimmte Punkte (alle bezeichnet) an den Mandibelkaukanten

herausgegriffen. Von Punkt B an (Abb. 29b) können die Pollenkörner infolge der zunehmenden Schrägstellung (s. o.) der Kaukanten nicht mehr der idealen Zickzackstrecke der Abb. 29a folgen, sondern sie nehmen angenähert den gestrichelten Weg der Abb. 29b.

Form und Funktion der Mandibeln lassen sich mit diesen Vorstellungen durchaus in Einklang bringen:

1. Es wäre durchaus sinnvoll, daß die Förderstrecken von distal nach proximal stetig abnehmen, da in demselben Maße die Breite der



Abb. 30

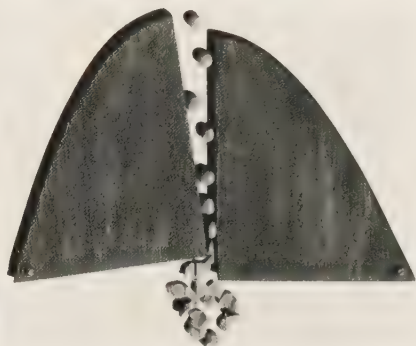


Abb. 31

Abb. 30. Mandibeln. Holzmodell. Zwei Holzkeile stellen Mandibeln dar; zwischen ihnen Plastilinkügelchen (Pollenkörner). Vor Beginn des Bewegungsspiels alle Kugeln zwischen den „Spitzen“ der Keile (Polyäthylenfolie zur Photographie entfernt)

Abb. 31. Mandibeln. Holzmodell. Zwei Holzkeile stellen Mandibeln dar. Nach einigen Bewegungsphasen des nachgeahmten Bewegungsspiels der Mandibeln einige Kugeln (Pollen) noch auf dem Wege zur Basis der Keile; der größte Teil von ihnen bereits zwischen den Kauflächen zerquetscht und aus der „Mahlzone“ zwischen den Keilen (schubweise) entlassen

Kauflächen zunimmt (s. Abb. 29b) und die Nahrung daher längere Zeit der wirksameren Quetschwirkung der basalen Molarteile unterworfen wäre.

2. Die Kantenflächen EF bzw. EG (Abb. 29a) üben infolge des alternierenden Vorgreifens der Mandibeln *abwechselnd keine Kaufunktion aus* (deutlich in Abb. 24, 26, 28, 31 zu erkennen).

Ebenso können sich diese beiden Mandibelkauflächen *nicht an der Nahrungsförderung* beteiligen, da sie sich von Punkt E an — im Gegensatz zu den distalen Molarflächen — von der Nahrung wegbewegen. Eine starre Kaukante könnte also im Bereich des Dreiecks EFG keine Schubkraft entwickeln, und es gewänne daher die Postmola funktionelle Bedeutung. Die Postmolae sind basal-medial an den Mandibeln befestigt

und werden synchron mit diesen bewegt. Sie bestehen aus weichem Chitin, sind mit Trichomen übersät und ragen medial über die Kaukanten etwas hinaus. Sie könnten daher in den „toten Raum“ EFG vorgreifen und auf Grund ihrer Plastizität und der nach hinten gerichteten Trichome eine Weiterförderung der Nahrung bewirken. Der Blütenstaub würde also (nimmt man ausschließliche Wirkung dieses Mandibel-Fördersystems an) anfangs schnell, dann stetig langsamer bis Punkt E wandern, bis er hinter dem abgerundeten Basalteil der Molae in den Funktionsbereich der Postmolae gelangt: hier würde er schubweise die relativ großen Strecken EF bzw. EG (Abb. 29a) bis zum Pharynx-eingang gebracht.

3. Im Vergleich mit den relativ breiten Molarflächen anderer Pollenfresser (s. u.) sind die Kauflächen der Malachiden (speziell hier *Malachius bipustulatus*) schmal. Man sollte daher eine geringe Kauwirkung erwarten. Darmuntersuchungen erbringen jedoch einen verhältnismäßig gut zerquetschten Pollen: dies könnte auf Grund obiger Vorstellungen darauf zurückzuführen sein, daß die Nahrung während eines langen Weges sehr oft der Kauwirkung der Mandibeln ausgesetzt ist und damit eine weniger gut an das Pollenfressen angepaßte Form der Mandibel-Molarflächen funktionell kompensiert wird.

4. Die Lacinia mobilis schließlich verhindert das Herausfallen der Nahrungspartikelchen nach unten und gibt der krümeligen Pollennahrung zwischen den Kauflächen der Mandibeln eine sichere Führung.

Da sie ventral-medial an den Mandibeln befestigt ist und synchron mit ihnen bewegt wird, vermag sie außerdem mit ihrem medialen Rand die wirksame Förderfläche der Mandibel — besonders in der scharfkantigen Distalregion — zu vergrößern.

c) Labrum und Labium (Epi- und Hypopharynx)

Das Labrum wird beim Fressen entlang der Frontalfläche vor- und rückbewegt. Dabei wird der Anteclypeus in seiner distalen Hälfte eingefaltet. Das ist möglich, weil er weichhäutig ist. Das Labrum wird dabei unter den Anteclypeus geführt und die membranöse Haut des Anteclypeus nach unten und hinten eingeschlagen. In Ruhehaltung bedeckt es gerade die Spitzen der Mandibeln.

Die steifen Borsten, die epipharyngeal und distal sitzen und mit ihren Spitzen medianwärts weisen sowie die feineren Borsten, die distal ebenfalls an der inneren Kante mundwärts gerichtet sind, dienen zum Festhalten des Pollens: Zwischen ihnen verfängt sich der Pollen beim Rückwärtsbewegen des Labrums und kann so mundwärts geschoben werden (Abb. 20/4).

Das *Labium* führt beim Fressen hauptsächlich eine Bewegung nach hinten und oben aus. Der membranöse Teil des Submentums wird einwärts gefaltet (nicht teleskopartig, sondern der äußere Rand wird nach hinten einwärts geklappt), worauf der übrige Teil folgt. Das Labium kann auf diese Weise weit nach hinten geführt werden, und zwar noch weiter als das Labrum. Es befindet sich oft bis auf mittlerer Höhe der Laciniae. Dabei bildet auch das Submentum mittels gelenkiger Verbindung Submentum-Postgena eine Verschiebungsmöglichkeit nach proximal-dorsal, wobei das Submentum mit der Postgena einen Winkel bis zu 90° bilden kann.

Der Hypopharynx greift, wie eine Zunge arbeitend und in demselben Sinne wie das Labium, bei der Nahrungsförderung helfend ein (Abb. 20/4).

Nahrungsbeförderung durch das Epi- und Hypopharynxsystem: Epi- und Hypopharynx (Labrum und Labium) halten die Nahrung zwischen den Kauflächen der Mandibeln. Damit ihr Fördersystem zur Wirkung kommen kann, muß das Labrum synchron mit dem Labium bewegt werden; das war auch immer zu beobachten. In ganz bestimmtem Rhythmus, dessen genaue Bewegungsanalyse noch nicht gelungen ist, bewegen Labrum und Labium den durch die Maxillen in die Präoralhöhle eingekehrten und zwischen den Mandibeln bearbeiteten Pollen etappenweise durch Rückziehen ein Stück mundwärts. Jeder neue Pollenklumpen schiebt den vorhergehenden ein Stück weiter, da Epi- und Hypopharynx in ihren distalen Anteilen (bzw. Labrum und Labium) besonders beweglich sind, während proximalwärts nur der Hypopharynx wie eine Zunge fungiert (Abb. 20/4).

Im ganzen hat man schließlich dasselbe Ergebnis wie beim Mandibel-Fördersystem: Der Pollen wird dort am dichtesten zusammengedrängt, wo optimale Kauwirkung gewährleistet ist, nämlich basal im Bereich der relativ breiten Mandibelkauflächen.

2. Das Bewegungszusammenspiel der Mundwerkzeuge

In welchem Rhythmus sich die komplexen Kehr- und Kaugänge abspielen, konnte ich auf Grund der Versuchsanordnung (Abb. 1) beobachten, aber ich wage keine endgültigen Aussagen zu machen, da es äußerst schwierig ist, derartige Bewegungsvorgänge exakt zu verfolgen. Hier kann nur die Filmanalyse weiterhelfen. Allerdings kann ich bestätigen, daß die Mandibeln und Maxillen von *Malachius bipustulatus* L. nach meinen Beobachtungen in ähnlich alternierendem Bewegungsspiel zusammenwirken, wie es EVANS (1965) von *Nebria brevicollis* beschreibt:

“As in most insects, the movements of the mandibles and maxillae alternate, so that when the mandibles open, the maxillae are adducted... this alternation has been clearly shown by POPHAM (1959) in *Forficula*.”

D. Die Mundwerkzeuge der Malachiiden und die Beziehungen zu ihrer Nahrung

I. Das Verhalten von *Malachius bipustulatus* beim Fressen in der Natur

a) Das Anfliegen

Der Flug der Käfer ist ungerichtet, und sie landen dort, wo sie gerade zufällig hingelangen. Dabei mißt die zurückgelegte Strecke nur wenige Meter, und auch die Flughöhe ist gering. Von einem gezielten Anfliegen einer bestimmten Fraßpflanze kann man also bei *Malachius bipustulatus* nicht sprechen. Erhebt sich ein Käfer von einem abgeweideten Gramineenhalm, dann schwirrt er in unregelmäßiger Flugbahn, gaukelnd und auch unversehens seine Richtung ändernd, davon, bis er schließlich erneut gegen einen Halm stößt. An diesem klimmt er eifertig empor. Auf der Ähre angelangt, beginnt er eifrig zu suchen. Findet sich keine Nahrung, so hebt er sich wieder ab, um es woanders zu versuchen.

b) Vorbereitung zum Freßakt

Stößt *Malachius bipustulatus* auf eine Anthere, betastet er sie mit seinen Palpen. Dann dreht er sich die locker am Filament aufgehängte Anthere „mundgerecht“, d. h. so, daß er sie in Längsrichtung auskehren kann. So knabbert er zunächst an der Anthere herum, meist an einem Ende, um dann schließlich seine Vorderbeine zu Hilfe zu nehmen, mit denen er die Anthere hält. Dabei wird sie so von den Tarsen umgriffen, daß ihr oberer Rand mit dem Tibiaanfang abschließt. Reichen die beiden Tarsenspitzen über die Anthere hinaus, dann üben sie keine Klammerfunktion aus, sondern stehen in lockerem Bogen ab. Die Torsionsspannung des Funikulus und das Halten mit den Vorderbeinen reichen nun für eine Fixierung in gewünschter Lage voll aus.

c) Der eigentliche Freßakt

Nun kann der Käfer damit beginnen, den Inhalt der Anthere zu fressen. Das gelingt jedoch nur dann ohne Vorarbeit, wenn er auf eine reife getroffen ist, deren Wände in der Mitte auseinandergewichen sind, und in deren schiffchenförmigen Lumen sich die Pollenkörner stapeln.

Noch ungeöffnete Antheren schneidet *Malachius bipustulatus* mit den Mandibeln auf. An einer unreifen *Plantago lanceolata* beobachtete ich, wie sich der Käfer mit dem begehrten Pollen eindeckte: Er entfernte am unteren Teil der Anthere deren Hüllgewebe, wobei sich die Mandibeln, wie eine Beißzange arbeitend, bei ruhiger Kopfhaltung, ohne zu zupfen oder zu zerren, vorarbeiteten. Auf dieser Seite der Anthere blieb dann ein mit Pollen gefülltes, wannenförmiges Rumpfstück übrig, während

der übrige Teil noch heil blieb. Das abgebissene Antherengewebe verschwand im Mund.

Der Käfer versenkte dann seine Mundwerkzeuge in die so entstandene, mit Pollen gefüllte Rinne, und kämmte den Pollen heraus. Ruckartige Kopfbewegungen wurden dabei nicht beobachtet.

War die Anthere an der abgedeckten Stelle leergekehrt, so wurden Schneidegänge eingeschaltet, die einen weiteren Teil des Pollenbehälters freileigten. Von der leergefressenen Anthere putzte der Käfer den noch verbliebenen Pollen bis auf das letzte Korn ab. — Ein derartiges gründliches Ausnutzen des Nahrungsangebotes konnte ich immer wieder beobachten; es führt schließlich bis zum Abputzen des Körpers selbst (s. S. 414). — Bei diesem systematischen Abweiden befindet sich oft eine Galea außen, die andere im Lumen der Anthere. Die Mandibeln sind dabei geöffnet, führen jedoch kaum Kaubewegungen aus, so daß das Antherenhüllgewebe wenig beschädigt wird. Es ist keinerlei Absicht zu erkennen, mehr als das Allernötigste von Antherengewebe zu verzehren.

Etwas anders verhält es sich bezüglich des Filamentgewebes und mit den Spitzen der Spelzen. Besonders am Morgen, wenn die Tiere intensiv zum Fressen schreiten, beißen sie die obersten Spitzen der mit Tau benetzten, weichen Spelzen ab und verzehren sie. Sie streifen auch mit dem Kopf oder durch sonstige zufällige Berührungen lockere Antheren ab, um sogleich den saftigen Oberteil der Filamente abzuknabbern und zu verspeisen.

II. Das Verhalten im Labor

Tiere, die 2 Tage ohne Futter und Wasser eingesperrt waren, nehmen Wasser zum *Trinken* gierig an. Den Kopf hält der Käfer dabei ruhig gesenkt, die Galeae sind in das Wasser getaucht, das Labium ist etwas nach rückwärts gezogen, die Mandibeln stehen auseinander, so daß sich ihre Zähne eben noch berühren: ab und zu öffnen sie sich, um sich sofort wieder bis zum Anschlag zurückzubewegen. Man beobachtet auch leeraufende Kaubewegungen (s. S. 400ff.). Man kann auch durch die durchsichtige Chitinhaut von Labrum und Labium erkennen, daß feinste pressende Bewegungen mittels der Muskulatur der Mundwerkzeuge ausgeführt werden. Die ständig zitternden Maxillarpalpen sind im Substrat versenkt, die Spitzen der Labialpalpen tasten auf dem Oberflächenhäutchen des Wassertropfens herum. Sie greifen den Umfang des Wassertropfens gleichsam ab.

In der Gefangenschaft verspeisen Malachiiden auch tote Insekten (Fliegen oder gar Artgenossen). Im Freien habe ich *Malachius bipustulatus* niemals tierische Kost verzehren sehen. Sperrt man aber hungrige Tiere ohne Futter und Wasser auf engem Raum zusammen, dann werden

Teile von toten Artgenossen oder Fliegen gefressen. Bei solch schmaler Kost werden die Tiere jedoch zusehends schwächer und sterben nach wenigen Tagen.

III. Akzessorische Nahrungsaufnahme beim Putzen

Malachiiden putzen sich unermüdlich. EVERS (1960) schreibt dazu: „Das Putzen spielt eine große Rolle im Leben des *Axinotarsus pulicarius*. Es vergehen keine 10 min. ohne daß die Käfer sich nicht gründlich geputzt haben. Der Hinterleib wird von den Mittel- und Hinterbeinen gereinigt. Hierzu spreizt das Tier die Flügeldecken und Flügel weit auseinander, damit es überall die Schmutzteile beseitigen kann. Durch die große Beweglichkeit, infolge der weichen Chitinhaut, fällt den Käfern das Putzen spielend leicht. Das Tier krümmt sich dabei in allen möglichen Stellungen.“

URBAN (1912) schildert das Putzverhalten von *Anthocomus coccineus* SCHALL.: „Häufig putzte er sich, indem er den Körper mit den Hinterbeinen bearbeitete, zur Reinigung der Hinterbeine dann die Mittelbeine nahm und schließlich Mittelbeine und Vorderbeine durch den Mund zog.“

Selbst während der Balz putzen sich die Malachiiden (MATTHES, 1962a). Die von MATTHES gedrehten Filme zeigen derartige in das Balzgeschehen eingeschobene „Putzpausen“.

Während des Fressens werden die Tiere naturgemäß stark mit Pollen bepudert, der an der dichten Körperbeborstung gut haften bleibt. Diese „Verschmutzung“ kehren sich die Tiere während der „Freßpausen“ mit den Beinen ab und ziehen diese dann durch die Mundwerkzeuge. Dabei wird der anhaftende Pollen abgestreift und als Nahrung aufgenommen. Meist werden bei diesem lukrativen Geschäft nur die Vorderbeine benutzt. Die Käfer streichen mit ihren Tarsen von oben nach unten über die Vorderseite und die Seitenpartien des Kopfes. Die steifen Bürsten, die auf der Innenseite der Tarsen und der Tibien sitzen und in gleicher Ausprägung an allen drei Beinpaaren zu erkennen sind, eignen sich vorzüglich zum Abkehren des Pollens.

Das Abstreifen beginnt meist unterhalb der Fühler, jeweils nur auf einer Seite, wobei der Kopf in die entsprechende Richtung gedreht wird. Dann werden, nachdem die andere Seite ebenso abgeputzt wurde, die Fühler mit einbezogen, die sich nach unten neigen, wenn die Tarsen darüberstreichen. Der Kopf kann auch mit beiden Beinen gleichzeitig geputzt werden, und dazwischen reiben die Käfer die Vorderbeine auch gegeneinander.

Auch bei *Malachius bipustulatus* können die zweiten Beinpaare durch den Mund gezogen werden, und es ist für den Käfer nicht schwierig, Kopf und Thorax in entsprechende Richtung zurückzubiegen. Das dritte

Beinpaar ist wie das zweite daran beteiligt, den Rücken abzuputzen. Ich habe aber niemals beobachtet, daß es selbst durch die Mundwerkzeuge gezogen wird: vielmehr reinigt das zweite Beinpaar das dritte, indem es entweder außen von oben nach unten darüberstreicht, oder die Beine sich nach Fliegenart auch umwickeln.

In welcher Weise die Beine durch die Mundwerkzeuge gezogen werden, konnte ich an Tieren sehen, die ich rücklings so in Knetwachs eingebettet hatte, daß die Vorderbeine frei beweglich waren: Die wenig geöffneten Mandibeln bilden zwischen sich eine feste Führungsrinne. Die Beine sind dann vorn von den sich zum Teil überlagernden Mandibelspitzen, seitlich von den Mandibelkaulflächen umgeben. Um dem Bein Platz zu machen, wird das Labrum angezogen. Infolge ihrer seitlichen Einlenkung am Thorax werden die Beine schräg durch die Mundwerkzeuge geführt. An den Seiten pressen sich die Galeae und die Laciniaflächen der Maxillen an, von unten drückt das etwas zurückgezogene Labium gegen das Bein. Auf diese Weise ist es allseitig von Teilen der Mundwerkzeuge wie von einem Ring umschlossen, und eine bestmögliche Säuberung ist gewährleistet, zumal die Bürsten an der Innenseite der Vorderbeine, die ja vorwiegend mit Pollen behaftet sind, von den Löffelborsten der Galeae und Laciniae abgestreift werden können.

So treten bei den Malachiiden während des Putzens die Extremitäten sekundär in den Dienst einer akzessorischen Nahrungsaufnahme, und man wird an die pollenfressenden, solitären Urbienen erinnert, die in Ermangelung eines besonderen Pollensammelapparates den Blütenstaub mit den Beinen und den Mundwerkzeugen zusammenkratzen (SCHREMMER, 1964).

IV. Der Gramineenpollen und seine Aufnahme durch Malachiiden

Unsere einheimischen Malachiiden bevorzugen den Pollen von Gramineen. Die Hauptfraßpflanze von *Malachius bipustulatus* ist der Wiesenfuchsschwanz (*Alopecurus pratensis* L.), auch das Knäuelgras (*Dactylis glomerata* L.) besucht der Käfer sehr häufig.

Gramineen sind Windblütler, ihr Pollen ist trocken und pulvrig und, wenn man einen Malachiiden beim Fressen beobachtet, sieht man stets, daß Blütenstaub von den Antheren abfällt und fortgeweht wird. Bei insektenblütigen Pflanzen geschieht dies nicht. Ihr Pollen ist ausgesprochen klebrig, wird nicht verweht und haftet sehr gut am Körper des Insekts, vor allem an den durch Oberflächenvergrößerung (Wellung, Aufspaltung) dazu besonders geeigneten Sammelhaaren der Hymenopteren.

Es stellt sich deshalb die Frage, welche morphologischen Anpassungen der Malachiiden gestatten diesen den Erwerb eines so ungünstigen

Nahrungsobjektes und wie ist es um diesen Gramineenpollen bestellt: ist er wirklich so ungeeignet?

Tatsächlich fand ich die Pollenoberfläche vieler windblütiger Pflanzen nicht immer frei von Kittstoffresten. Schon POHL (1929) wies bei Untersuchungen über Pollenklebstoffe nach, daß eine Anzahl windblütiger Pflanzen auf der Pollenoberfläche Tropfen ölicher Stoffe erkennen läßt. Diese bestehen aus einer Substanz, die beim Erhitzen nicht verdampft. Bei einigen Gramineen und bei *Carex*-Arten bleiben die Pollenkörner trotz der Gegenwart dieses Stoffes leicht bestäubungsfähig, da das „Öl“ dünnflüssig und nur in geringen Mengen vorhanden ist, so daß es die einzelnen Pollenkörner nicht zu größeren Klümpchen zusammenkitten kann. POHL schreibt: „Reibt man beispielshalber eine größere Pollenmenge von *Dactylis glomerata* leicht zwischen den sauberen Fingerbeeren, dann fühlt man deutlich einen flüssigen Stoff. Auf Glas gestreut haften nach Umkehren und Beklopfen dieses Glases diese Pollenkörner sehr schlecht. Der größte Teil von ihnen fällt ab, aber man sieht hier und da an jenen Stellen, an welchen früher Pollenkörner lagen, unverdampfbare Flüssigkeitsspuren. Ließ ich aber die Pollenkörner längere Zeit, etwa eine Woche, auf dem Glas liegen, dann haftete der größte Teil von ihnen, wahrscheinlich infolge eines Verharzungsvorganges der nun abwärts geflossenen Stoffe so gut fest, daß sich die Körner nicht einmal durch kräftiges Blasen mit dem Mund entfernen ließen“ (Abb. 32 u. 33; s. auch Kapitel Methode: Beim Umwenden des Glases bleibt die gebotene Pollennahrung gut haften).

Bei allen daraufhin untersuchten Gramineen (*Agropyrum elongatum*, *Dactylis glomerata*, *Avena pubescens*, *Lolium perenne*, *Secale cereale*) fand POHL ölartige Stoffe, die dünnflüssig, nicht zäh und infolgedessen wenig klebfähig waren. Nicht bei allen Arten waren die der Oberfläche des Gramineenpollens aufgelagerten ölartigen Stoffe in annähernd gleich großer Menge vorhanden:

Pollen von *Dactylis glomerata* — sehr reichlich Kittstoffreste (K. R.)

<i>Lolium perenne</i>	}	— weniger K. R.
<i>Agropyrum</i>		
<i>Avena pubescens</i>	}	— noch weniger K. R.
<i>Secale cereale</i>		

Unter diesen Gräsern dient *Dactylis glomerata* neben *Alopecurus pratensis* und *Avena elatior* *Malachius bipustulatus* als Fraßpflanze (MATTHES, 1962a).

Auch die Pollen von *Carex gracilis* und *Carex acutiformis*, Cyperaceen, die im Frühjahr von *Malachius bipustulatus* aufgesucht werden, wenn die Gramineen noch nicht blühen (MATTHES, 1962a), sind mit dünnflüssigen,

ölartigen Tröpfchen bedeckt. Die Abb. 32 zeigt eine Ölmenge, wie sie POHL (1929) auf den Pollenkörnern von *Carex acutiformis* vorfand.

Abb. 33 zeigt, daß gerade *Dactylis glomerata*-Pollen reichlich mit ölartigen Stoffen behaftet ist. Ohne Zweifel können diese „klebstoffartigen“ Substanzen den Käfern die Nahrungsgewinnung erleichtern: auch die Form der Pollenkörner hat entscheidende Bedeutung für eine

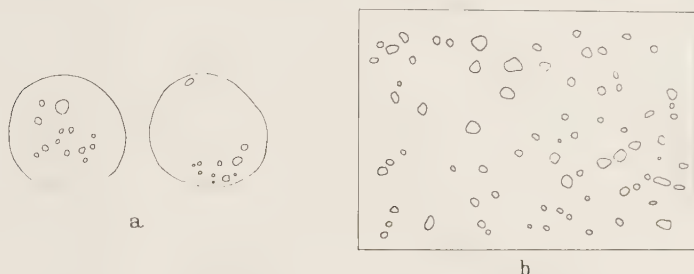


Abb. 32a u. b. *Carex acutiformis*. Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. a Pollenkörner mit anhaftenden Klebstofftröpfchen in Sudan III nach KROEMER. b Klebstoffmenge von 20 beliebigen Pollenkörnern (nach POHL)

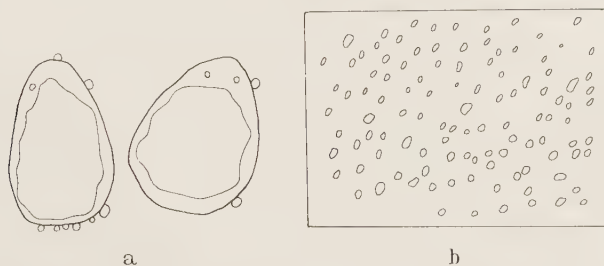


Abb. 33a u. b. *Dactylis glomerata* L. Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. a Pollenkörner mit anhaftenden Kittstofftröpfchen nach schwachem Erwärmen in Sudan III nach KROEMER. b Kittstoffmenge von 20 beliebigen (nicht ausgewählten) Pollenkörnern (nach POHL)

wirksame Nahrungsgewinnung durch die speziell angepaßten Strukturen der Mundwerkzeuge.

Derartige Strukturen sind die Trompetenborsten der Malachiiden. Mit ihnen wurde ein *völlig neuer Typ der Pollenaufnahme dienender Borstenelemente entdeckt*. Ihre vertieften Endflächen können sich den besonders glatten Gramineen-Pollenkörnern eng anlegen und die adhäsionsfördernden Kontaktflüssigkeiten (Kittstoffe, Speichel, Wasser) gut aufnehmen und festhalten. Gramineenpollen anhaftenden Kittstoffresten kommt deshalb eine besondere Bedeutung für den Vorgang der Pollenaufnahme zu. Tatsächlich findet man nach einigen Freßakten feine Tröpfchen von Pollenöl in den Vertiefungen der Trompeten-

borsten. Nimmt man an, daß diese Ölreste hier ebenso verharzen wie bei längerem Liegen auf den Pollenkörnern selbst, könnte man geradezu von einer Kontaktstoffspeicherung sprechen. Auch der von den Malachiiden gebildete Speichel könnte als Kontaktstoff eine Rolle spielen.

Ein Experiment erhellt die Wirkungsweise der Trompetenborsten: Auf eine schüsselförmig ausgehöhlte, elastische Gummiplatte (Endplatte einer Trompetenborste) legt man einen leichten Zelluloidball (Windpollenkorn): Bei Neigung der Platte rollt der Ball sogleich ab (Ansaugen durch Vakuum-Unterdruck wird bei Malachiiden-Trompetenborsten nicht in Betracht gezogen). Gibt man auf die Gummiplatte einen Wassertropfen, haftet der Zelluloidball infolge Adhäsion relativ fest und selbst bei heftiger Bewegung löst er sich nicht von der Gummiplatte.

E. Vergleichender Teil

I. Käfer als Blumenbesucher

Käfer sind sehr häufig Blumenbesucher. So schreibt KUGLER (1955), daß sie unter den blütenbesuchenden Insekten 15% ausmachen: doch nur ein kleiner Teil von ihnen kommt als Bestäuber in Betracht, da nach PORSCH (1956) eine große Zahl von ihnen Windpollen frißt.

Nach KIRCHNER (1911) schädigen die meisten Käfer die Blüten mehr, als sie ihnen nützen, weil sie mit ihren beißenden Mundwerkzeugen durch Abfressen oder Zerbeißen von zarten Blütenteilen und Pollen Verwüstungen anrichten: „Auch diejenigen, welche entschiedene Anpassungen an das Blumenleben erkennen lassen, sind im allgemeinen wenig erfolgreiche Bestäuber, weil sie ebenfalls an den Blütenorganen fressen und meist sehr lange an ein und derselben Blume verweilen. Innerhalb der verschiedenen Käferfamilien haben sich einzelne erst an teilweise, dann an ausschließliche Blumennahrung gewöhnt, und eine dafür mehr geeignete Körperausrüstung erworben“ (z. B. Anpassungsreihe bei Cerambyceiden).

Die Art der Nahrungsaufnahme und damit die Ausnutzung der Blumen ist durch den Bau der Mundwerkzeuge bestimmt. Unsere einheimischen Käfer sind ihrer kurzen Mundwerkzeuge wegen auf die Ausnutzung von Blüten angewiesen, deren Nektar und Pollen leicht zugänglich sind (KUGLER, 1955). Gewöhnlich sind die beweglichen und weit ausholenden Maxillen an ihren Laden mit langen Haaren besetzt (*Cetonia*, Cerambyceiden) und dienen dem Einsammeln und Zusammenkehren des Pollens, während ihn die Mandibeln mit breiten Kauflächen durchquetschen (SCHREMMER, 1962).

Eine sehr hohe Anpassungsstufe an ihren Nahrungserwerb erreichen die Blumenkäfer jedoch nicht, mit Ausnahme der in Südamerika lebenden Gattung *Nemognatha*. SCHREMMER (1962) beschreibt die Mundwerk-

zeuge von *Nemognatha chrysomelina*, der Nektar saugt und Pollen frißt. Die Laden seiner Maxillen sind außerordentlich verlängert, rinnenförmig ausgehöhlt und zu einem Rüssel zusammengelegt. Dieser kann beim Saugen wie ein Schmetterlingsrüssel gebraucht, aber nicht eingerollt werden. Die Mandibeln sind die eines typischen Pollenfressers. Sie besitzen einen scheiben- oder plattenförmigen Molarteil und einen gut



Abb. 34a—c. *Cerocoma schaefferi*. a Mandibel ventral. Typ einer Pollenfressermandibel. Relativ kompakte Form; stumpfer Zahn; weichhäutige Lacinia mobilis, vorne mit Borsten besetzt; breite Mola auf einen basalen Anteil beschränkt; Postmola dicht mit Trichomen besetzt. b Mandibel dorsal. c Mandibel median

sklerotisierten, aus einem relativ stumpfen Apikalzahn bestehenden Incisivteil. Zwischen beiden erhebt sich eine hautweiche, bewegliche Chitinplatte (Lacinia mobilis), die an ihrem freien, etwas geschwungenen Rand mit Borstenreihen besetzt ist. Diese weiche Chitinplatte arbeitet beim Schließen der Mandibeln wie ein Kehrbesen mit dem polsterförmig gegen die paarigen Mundteile vorspringenden Labiumhypopharynx und Epipharynx zusammen.“ (Nach H. WEBER kommt dieser kleine, bewegliche mediale Anhang nicht nur in charakteristischer Weise bei den Meloiden vor, sondern auch bei manchen anderen Käfern, wie *Passalus*-Arten...). „Um Pollen zwischen die Kauplatten der Mandibeln zu bekommen, muß er zuerst in der Mittellinie, im Raum unmittelbar vor den Molarplatten, zusammengefeßt werden. Die Beförderung des Pollens

nach innen zwischen die Kauplatten geschieht durch Rückziehen des Labiumhypopharynx. Der Weitertransport von hier in den Pharynx erfolgt durch einen weichen und behaarten Mandibelanhang, die sog. Postmola, welche als zipfelförmiger Anhang von den Kauplatten aus nach innen ragt“ (SCHREMMER, 1962).

Diese Mandibeln ähneln damit stark denen eines anderen, bei uns heimischen, pollenfressenden Meloiden, dem leider recht seltenen, aber bei Erlangen vorkommenden *Cerocoma schaefferi*. Ich habe seine Mandibeln mit Abb. 34a—c dargestellt. Diesen blütenbesuchenden Coleopteren mit besonderen Anpassungen an ihre Ernährungsweise schließen sich nun *Malachius bipustulatus* und mit ihm wohl die meisten Angehörigen der Familie Malachiidae an.

Nach der Klassifizierung LOEWS (1895) — allotrope, hemitrope, eutrope, dystrope Insekten — gehört er zur Gruppe der dystropen Blütenbesucher, die für eine Bestäubung ungeeignet sind.

II. Die Mandibeln verschiedener Kautypen im Vergleich zur Malachiidenmandibel

Einer endgültigen Typisierung der Malachiidenmandibeln will ich vergleichende Betrachtungen mit denen anderer Insekten voranstellen. Besteht auch kein Zweifel über weitgehende Anpassung von Maxillen, Labium und Labrum der Malachiiden an ihre Ernährungsweise, so kann über den Mandibeltyp von morphologischem und funktionsmorphologischem Aspekt aus ohne Betrachtungen vergleichender Art keine gültige Aussage gemacht werden.

Nach H. M. GOLDEN (1926) haben kauende Insekten, je nach der Nahrung, verschieden ausgebildete Mandibeln. Jedoch braucht bei gleicher oder ähnlicher Nahrung bei verschiedenen Käfergruppen nicht der entsprechende Bau aufzutreten: nur ähnliche Bauprinzipien sind meist verwirklicht und erkennbar.

Die Mandibeln der von mir untersuchten Malachiiden nehmen sowohl auf Grund ihrer Gestalt und Funktion, als auch hinsichtlich ihres Vermögens, tierische Nahrung, Pflanzenteile und Pollen zu verarbeiten, eine intermediäre Stellung zwischen Carnivoren-, Phytophagen-, Omnivoren und Pollenfressermandibeln ein. Um dieses Phänomen zu veranschaulichen, will ich im folgenden die Malachiidenmandibeln mit einer Reihe von Mandibeltypen vergleichen, welche signifikante Merkmalsbildungen zeigen, die man alle in der Malachiidenmandibel wiederfinden kann.

1. Mandibeln von Räubern

Die Mandibeln der Räuber sind durch scharfe Spitzzähne (Canini) und einen Scherenapparat ausgezeichnet. Eine nach H. GOLDEN abgewandelte Zeichnung gibt die Baumerkmale der asymmetrischen Man-

dibeln des Räubers *Carabus coriaceus* wieder, der extraintestinal verdaut. Die apikalen Zähne und in geringem Maße die Zahnbildungen, die in Molarregion wirksam sind, dienen zum Greifen oder zum Aufschneiden der Beutetiere. Sie befähigen die Tiere auch, die ausgebrochenen Verdauungssäfte in die Weichteile des Beuteobjektes hineinzuarbeiten und helfen beim Ausschlürfen der verdauten Nahrung. (Ich habe selbst über längere Zeit einen *Carabus coriaceus* gehalten und ihn beim Fressen von Regenwürmern beobachtet.)

Beim Schneideakt dient die größere Mandibel der kleineren als Aufnahmeorgan, d. h. die lange sichelförmige rechte Schneide schleift auf der Unterseite der linken, nach dem Prinzip einer Schere. Ein Kauvorgang kann nicht stattfinden, da keinerlei Molarflächen ausgebildet sind (Abb. 35a).

Bei den Malachiiden übernimmt der Spitzenteil der Mandibeln mit den zwei Zähnen und dem Scherenappaat in ähnlicher Weise sowohl Schneide- als auch Haltefunktion. Die Zähne greifen in beschriebener Weise (s. o.) ineinander: es sind aber keine typischen Spitzzähne: eher gleichen die Mandibeln den mit stumpferen Zähnen ausgestatteten Räubermandibeln von Dytisciden (Abb. 35b).

2. *Pseudophonus pubescens*

Pseudophonus pubescens ist ein Käfer, welcher tierische und pflanzliche Nahrung zu sich nimmt. Seine Mandibeln sind ebenfalls asymmetrisch, aber die Zähne sind stumpfer (Abb. 35d). Der Molarteil, mit dem Pflanzennahrung zerquetscht werden kann, wird bei der linken Mandibel durch einen aus drei Erhebungen bestehenden Höcker gebildet, dessen dazwischenliegende Kaufläche eingedellt ist. Bei der rechten Mandibel wird vorn durch eine Kante Schneidefunktion ausgeübt. Sie wird nach hinten stumpf und paßt in die konkave Eindellung der gegenüberliegenden Mandibel. Jede Mandibel ist an der dorsalen Kante medial-basal mit einem Fransensaum besetzt.

Der Bau der Mandibeln und ihre Funktion stimmen mit der Ernährungsweise von *Pseudophonus pubescens* überein. BURMEISTER (1939) schreibt dazu: „Durch Ausfressen (besonders nachts) von Samenkörnern (Getreide, Fichte, Kiefer, Laubbäume, Erdbeere) und Abbeißen junger Keimlinge von Fichte und Rübe schädlich geworden. Unter dem Namen „Erdbeersamenkäfer“ bekannt. Wurde in Kroatien in leerstehendem Landhaus in Massen angetroffen und fiel beim Beziehen über sämtliche Lebensmittel her. Lebt jedoch nicht nur phytophag, sondern auch carnivor von Schnecken, Würmern und Insekten.“

Bei den Malachiiden konnte ich einen ähnlichen Übergang der Mandibeln von Schneide- zu Kaufunktion erkennen: nur sind bei ihnen die Mandibeln symmetrisch gestaltet und die sich gegenüberliegenden Kaukanten völlig gleich gebaut. Durch ein wechselseitiges Versetzen (s. o.)

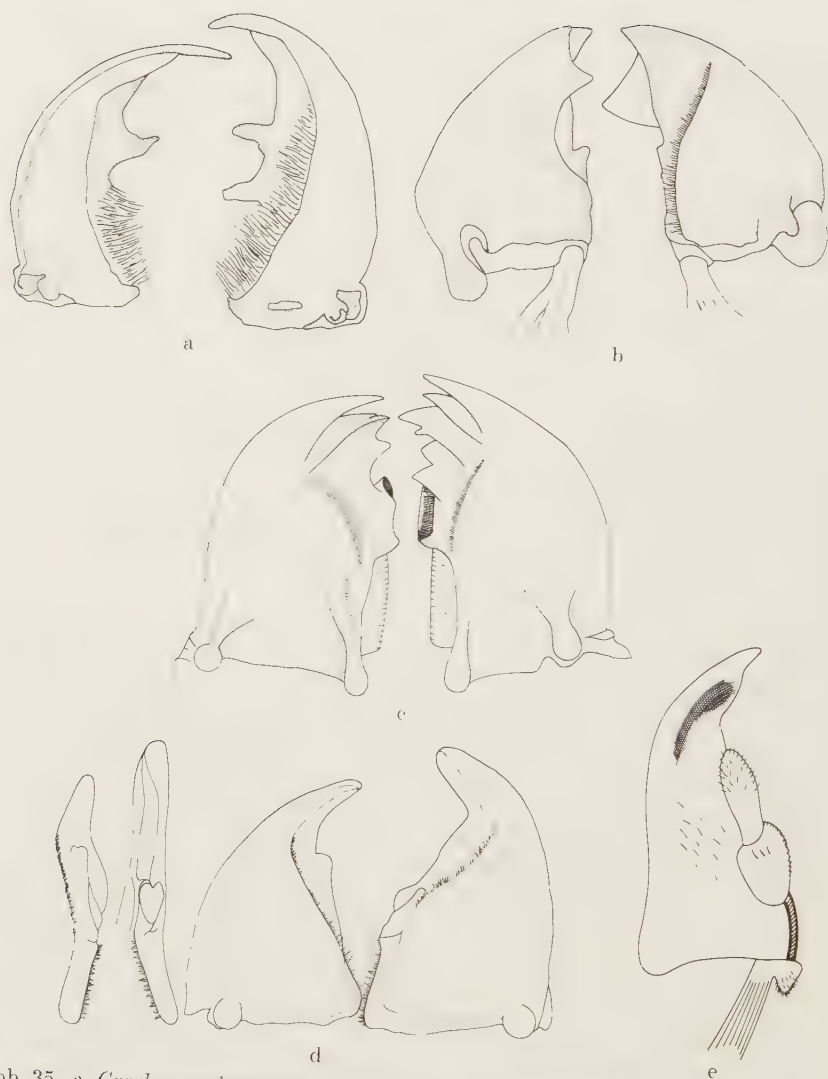


Abb. 35. a *Carabus coriaceus*. Asymmetrische Räubermandibeln. Scharfe Spitzzähne und ein Scherenapparat; größere Mandibel dient der kleineren als Aufnahmeorgan; Molarflächen fehlen, daher keine Kaufunktion möglich (nach GOLDEN). b *Dytiscus marginalis*. Besonders kompakte Räubermandibel. Das vordere Ende bilden zwei scharfe spitze Zähne, die den oberen Rand einer tiefen Grube begrenzen. a Dorsalseite; b Ventralseite (nach KORSCHULT). c Blattidenmandibel (*Periplaneta americana*). Omnivorenmandibel. Charakterisiert durch Schneiden (Incisivi). Spitzzähne (Canini) und Molaren (Molares); darunter dünne Chitinplatte (nach GOLDEN). d *Pseudophonus pubescens*. Asymmetrische Mandibeln. Linke dient rechter als Aufnahmeorgan; am vorderen Ende je ein Spitzzahn und ein Scherenapparat; Kaufläche der rechten Mandibel ausgehöhlt und nimmt Zahnleiste der linken auf; im Prinzip Verhältnisse wie bei Schabenmandibeln, nur übernehmen

der Mandibeln wird im Bereich der Zähne eine Scherwirkung erreicht (Schneidefunktion), die im Bereich der geraden Kaukanten in einen Kauvorgang übergeht.

3. Mandibeln von Omnivoren

Die Mandibeln von Omnivoren sind durch Schneiden (Incisivi), Spitzzähne (Canini) und Molaren (Molares) charakterisiert — als Beispiel *Periplaneta americana* genannt (Abb. 35c). Diese Mandibeln weisen damit Elemente auf, die wir bei denen der Malachiiden finden.

Basal-medial fällt eine Chitinplatte auf, die wohl die kombinierten Funktionen von Lacinia mobilis und Postmola übernimmt. GOLDEN (1926) schreibt über die Blattidenmandibel: „Hier sehen wir am distalen Teil drei große, spitze Zähne, deren Ventralflächen zu Schneiden ausgebildet sind. Dahinter finden wir einen Molarzahn, welcher aus einem ventralen und zwei dorsal gelegenen Höckern besteht, zwischen welchen eine glatte, leicht konkave Mahlfläche in Erscheinung tritt...“ (Ähnlichkeit mit *Pseudophonus pubescens*).

„Die Nahrung, welche aus den verschiedensten Eßwaren besteht (Brot, Käse, Kartoffeln, Fleisch u. a.), wird mit den Spitzzähnen ergriffen, gröbere Gegenstände von den Schneiden zu kleineren Bissen reduziert und von den Molaren zermahlen. Um zu verhindern, daß die kleinen Brocken der Nahrung zwischen den Mandibeln hindurchtreten, sind die Oberkiefer der Blattiden mit dünnen, aber festen Membranen versehen, welche sich von den Molaren proximalwärts erstrecken.“

4. Mandibeln von Phytophagen

Die Mandibeln der Phytophagen sind entsprechend der Ernährungsweise ihrer Träger abgewandelt. GOLDEN (1926) unterscheidet:

a) Mandibeln bei denen eine lange, gekrümmte Schneide das wesentliche Funktionselement ist (Phasmiden, Chrysomeliden).

b) Mandibeln mit stumpfen Schneiden und mehreren Querleisten (*Acridium*).

c) Scharfe Schneiden plus Querleisten (*Polyphylla fullo*).

d) Die keilförmigen Mandibeln der Holzbohrer.

e) Mandibeln mit Querleisten und löffelfartigen Endspitzen zum Abschaben (Mulmfresser).

f) Die Mandibeln der vorzugsweise von pflanzlichem Detritus lebenden Hydrophiliden, die zu einem Seihapparat ausgebildet sind.

Borstenbesätze an den basalen medianen Mandibelrändern die Funktion der Chitinplatte (nach WEBER). e *Leptopalpus rostratus* (Meloide). Mandibel eines Blütenbesuchers, und Pollenfressers. Schmal-flächige Mola (ähnlich *Malachius bipustulatus*), Lacinia mobilis gegliedert, Postmola mit Trichomen; am Distale ein Zahn (nach WEBER)

5. Pollenfressermandibeln

Nicht berücksichtigt hat GOLDEN die Pollenfressermandibel. Das wesentliche ist an ihr die Lacinia mobilis, die bei *Leptopalpus rostratus* (Abb. 35e) als gegliederter Anhang an der Mediankante der Mandibel inseriert (WEBER, 1933). SCHREMMER hebt als typisches Merkmal bei dem pollenfressenden Meloiden *Nemognatha* die Ausbildung einer breiten Mola, einer hautweichen Lacinia mobilis und einer Postmola hervor (s. Kapitel: Käfer als Blumenbesucher; Abb. 34a—c).

6. Mandibeln der Malachiiden

Alle wesentlichen Baumerkmale dieser Typen vereinen die Malachiiden-Mandibeln: Sie haben Schneiden (Incisivi), Spitzzähne (Canini) (allerdings nicht sehr spitz) und Molarflächen. Zudem verfügen sie, wie die Blattidenmandibel, über mediale Chitinmembranen, die ein Durchfallen der Nahrung verhindern. Diese sind der Lacinia mobilis der Pollenfressermandibel homolog und werden daher auch so benannt. Medial-basal schließt sich nach hinten die Postmola an (Abb. 3, 4, 26, 27).

Nachdem wir überdies wissen, daß die Malachiiden neben Pollen auch Pflanzenteile und Insekten bewältigen können, dürfen wir in ihrer Mandibel durchaus eine Kombination von Carnivoren-, Phytophagen-, Omnivoren- und Pollenfressermandibel sehen.

III. Die Mandibeln der Malachiiden (bes. *Malachius bipustulatus* L.) in biologischer und phylogenetischer Sicht

Labium, Maxillen und Labrum von *Malachius bipustulatus* sind als speziell angepaßte Pollenfressermundteile beschrieben, und ihre Funktion ist erklärt worden.

Die Mandibeln aber unterscheiden sich in zwei Hauptmerkmalen von denen typischer Pollenfresser (s. o.):

- a) Sie haben zwei Spitzzähne und einen Scherenapparat;
- b) sie sind symmetrisch und üben dadurch Kaufunktion aus, daß sie sich wechselseitig als Aufnahmeorgan dienen.

Um nur Pollen zu verarbeiten, brauchten die Tiere weder die beiden Zähne noch den Scherenapparat. Ihre Mandibeln entsprechen also nicht dem Ideal einer Pollenfressermandibel und zeigen nicht jene starke Anpassung an Blütennahrung wie die übrigen Mundteile.

Hat aber nur die Beziehung zur Nahrung eine Bedeutung, oder spielen zudem andere Faktoren eine bedeutsame Rolle?

Einer Lösung dieses Problems kommt SCHREMMER (1962) näher, der bei den *Cetonia*-Mundwerkzeugen auf eine ähnliche Fragestellung stieß und sie folgendermaßen löste: „Bei *Cetonia* (Pollenfresser) wurden die Mandibelspitzen wohl daher reduziert, weil sie der Käfer nicht benötigt. Er hat eine Lacinia mobilis und eine Postmola, sowie eine breite Kauffläche.“ „Die Mandibeln sind weder von vorne noch von der Seite oder

von unten her sichtbar, auch dann nicht, wenn sie extrem weit geöffnet sind. Sie zeigen, verglichen mit der Normalform der Käfermandibel, eine sehr eigenartige Gestalt. Ihr Incisivteil ist umgebildet, es fehlt die sklerotisierte Spitze und am Medianrand jede Zahnbildung. Die Mandibel besitzt keinen eigentlichen Incisivteil, sondern läuft am medialen und distalen Rand in eine gerundete, papierdünne Platte aus“ ... „Mächtig entwickelt ist der Molarteil der Mandibel“ ... „Die Mandibeln sind zum Fassen oder Festhalten irgendwelcher Gegenstände unfähig. Sie sind als reine Kaumandibeln einseitig spezialisiert.“

SCHREMMER erklärt nun die Reduktion des Spitzenteils der Mandibeln bei *Cetonia* mit biologischen Gründen: „Die Reduktion des Spitzenteiles der Mandibel, also der Verlust ihrer Greiffunktion, ist nicht die Folge einer fortgeschrittenen Spezialisierung zum Pollenfressen, sondern findet eine ganz andere, zunächst unerwartete Erklärung“ ... „Ich erinnere nur an die kräftig gezähnten Mandibeln sehr vieler solitärer Bienen, z. B. der Blattschneiderbienen. Sie verwenden ihre Mandibeln zum Aufnagen des Kokons, in dem sie ihre Metamorphose durchgemacht haben, zum Ausnagen der Niströhre im Holz oder in Erde, zum Schneiden und Eintragen der Blattstücke für den Zellenbau usw. ... Beim Nahrungserwerb, insbesondere beim Nektarsaugen spielen sie keine Rolle.“

„Beim Rosenkäfer ist die Greiffunktion der Mandibeln verlorengegangen, weil er seinen, gewöhnlich aus Erde oder Detritusteilchen geformten Kokon, in dem er seine Verwandlung zum Käfer durchgemacht hat, nicht mit den Mandibeln aufbeißt, sondern durch Anstemmen des ganzen Kopfes aufbricht bzw. sprengt ...“

Mit derartigen Überlegungen steht SCHREMMER nicht allein: mehrere Autoren interpretieren die Mandibelstrukturen anderer Coleopteren in ähnlicher Weise. So schreibt GOLDMAN (1933) über die Mundwerkzeuge von Cerambyciden: „However, since the adult must bore its way through the timber during emergence from the pupal stage, its mouthparts may therefore in a measure be said to be adapted to the food material of the larvae“; und KASZAB (1962) sagt über die Meloidenmundwerkzeuge: „Die mit der Lebensweise in Zusammenhang stehenden stärksten Veränderungen sind an den Mandibeln und Maxillen zu beobachten ... Die Mandibeln dieser Käfer sind nur geeignet, das Sichherausnagen aus der dreifachen Puppenhülle zu ermöglichen, sowie in einigen Fällen auch noch Blumenkelche zu öffnen, um so an den Nektar heranzukommen.“

Es ist möglich, daß die Ausbildung oder Beibehaltung der Zähne bei den Malachiiden ähnliche mit der Nahrungsbeschaffung nicht in Zusammenhang stehende Gründe hat. Dann wäre das Vorhandensein von Zähnen und eines Scherenapparates bei *Malachius bipustulatus* (bzw. den Malachiiden) damit zu erklären, daß sie die Tiere noch anderweitig benötigen.

Bedauerlicherweise ist über die Larvalbiologie der Malachiiden wenig bekannt. Man hat eigentlich noch nie eindeutig beobachten können welche Nahrung die Larven der einzelnen Arten bevorzugen und wo sie ihr Puppenstadium verbringen. Verschiedene Autoren geben Anhaltspunkte dafür, daß die Verpuppung in hohlen Pflanzenstengeln, morschem Holz usw. vor sich geht.

Es wäre somit möglich, daß die Malachiiden die Zähne an den Mandibeln deshalb beibehalten haben, damit sie sich als Imagines aus der Puppenwiege befreien können. Daß die Tiere tatsächlich fähig sind, ähnliche Substanzen erfolgreich zu bearbeiten, zeigt ihre Fähigkeit, den Korken des Fangglases stark anzunagen.

Zweifellos sind die Mandibelzähne der Malachiiden ein „Erbe“ ihrer ursprünglich carnivoren Lebensweise, denn generell ist „die Zoophagie, speziell das Räubertum, als die ursprüngliche Ernährungsform anzusehen (Palaeodictyopteren), die Phytophagie als die abgeleitete“ (WEBER, 1933).

Tatsächlich zeigen zwei Arten, nämlich *Axinotarsus pulicarius* und *A. marginalis*, von denen wir wissen, daß sie auch jetzt noch carnivore Züge aufweisen (MATTHES, 1962a), auf der Dorsalkante ihrer Kauleiste 8–11 kleinere, in Reihen angeordnete Zähnnchen, die ein Zerkauen härteren Chitinmaterials erleichtern dürften (Abb. 14).

Schließlich kann die auch bei reinen Pollenfressern wie *Malachius bipustulatus* in Gefangenschaft auftretende Zoophagie als situationsbedingter Atavismus gedeutet werden.

Die Mandibeln sind somit in Form und Funktion ein Kompromiß, im Gegenteil zu Labium, Maxillen und Labrum, die an den Erwerb von Pollennahrung in hohem Maße angepaßt sind und es den Malachiiden des mitteleuropäischen Raumes ermöglichen, sich die Nische „Windpollen“ zu erobern.

Zusammenfassung

1. Wie Freilandbeobachtungen und Darmuntersuchungen zeigen, sind unsere mitteleuropäischen Malachiiden vorwiegend Pollenfresser. Gräser werden als Hauptfraßpflanzen bevorzugt, doch manche Arten verschmähen auch tierische Zukost nicht. An diese Ernährungsweise sind ihre alle dem gleichen Typ angehörenden Mundwerkzeuge weitgehend angepaßt.

2. Hauptuntersuchungsobjekt und damit Repräsentant dieses Typs war *Malachius bipustulatus*, dessen Mundwerkzeuge mit 14 anderen Malachiiden-Arten morphologisch verglichen wurden.

3. Die Tätigkeit der Mundwerkzeuge bei der Aufnahme des Pollens wurde analysiert. Direkte Beobachtungen wurden durch Experiment und Modell unterstützt.

4. Die Mundwerkzeuge der Malachiiden sind kauend. Während die Mandibeln stark sklerotisiert sind, zeichnen sich die übrigen an Nahrungs-

aufnahme und Nahrungsförderung beteiligten Mundteile durch Weichhäutigkeit aus.

5. Die weichhäutigen Chitinflächen von Labium und Lacinia sind dicht mit beweglich eingelenkten, löffelartigen Borsten besetzt (Löffelborsten). Die Distalregion der Galea trägt trompetenförmig verbreiterte Borsten (Trompetenborsten). Nur bei *Troglops albicans* und *Ebaeus affinis* fehlen Trompetenborsten: dafür schaffen cuticulare Strukturen eine raue Oberfläche.

6. Geschlechtsunterschiede zeigen die Mundwerkzeuge der in dieser Arbeit untersuchten Malachiiden nicht, auch nicht hinsichtlich ihrer Ausstattung mit Sinneselementen.

7. Die Mandibeln aller untersuchten Arten sind völlig symmetrisch gebaut. Sie haben vorne immer zwei Schneidezähne (Incisivi), eine schmale Kaufläche (Mola) und eine weichhäutige, mit zahlreichen Trichomen besetzte Postmola. Außerdem ist eine weiche, lappige Lacinia mobilis vorhanden.

8. Die Mandibeln aller untersuchten *Malachius*-Arten sowie die von *Troglops albicans* haben gleichlange Apicalzähne und eine ungezähnte schmale Kaufläche. Alle anderen Arten, die ich überprüfte, zeichnen sich durch größeren Dorsal- und kleineren Ventralzahn aus. Bei *Axinotarsus pulicarius* und *Axinotarsus marginalis* ist der dorsale Rand der Kaufläche mit kleinen Zähnchen besetzt.

9. Durch die völlige Symmetrie der Mandibeln bedingt fungiert beim Freßakt, jeweils im Wechsel, eine Mandibel als Aufnahmeorgan der anderen und umgekehrt. Dadurch kann gleichzeitig bei jedem Kauakt sowohl geschnitten als auch gekaut werden. Dies ist nur durch eine besondere Einlenkung der Mandibeln in der Kopfkapsel und eine Phasenverschiebung bei ihrer Bewegung möglich.

10. An der Aufnahme und dem Transport des Pollens durch den Mund bis zum Pharynx sind alle Mundwerkzeuge beteiligt. Die Mandibeln wirken sowohl als Kau- und Schneide-, als auch als Förderapparat.

11. Zur Pollenaufnahme werden die Maxillen nach vorn bewegt und die vorgestreckten Galeae tupfend in den Pollen eingetaucht. Die Pollenkörner haften durch Adhäsion an den Endplatten der Trompetenborsten oder werden zwischen den Borsten eingeklemmt.

12. Bei der Rückbewegung der Galeae streifen diese über das Labium und die dort gelenkig inserierten, mit ihrer Innenseite median gerichteten und senkrecht hochklappbaren Löffelborsten. Diese stellen sich beim Durchgleiten der Trompetenborsten auf, streifen den Pollen ab und geben ihn durch Zurückschnellen in die Ruhelage für den Weitertransport frei.

13. In der Anfangsphase der nächsten Raffbewegung der Maxillen gleiten die Löffelborsten der Laciniae durch die Löffelborstenreihen des Labiums und kehren den Pollen in die Präoralhöhle zwischen die Kauflächen der Mandibeln.

14. Synchrones Rückbewegen von Labrum-Epipharynx und Labium-Hypopharynx sowie das Spiel der Mandibeln schaffen die Pollennahrung bis zum Pharynxeingang.

15. Mit den Trompetenborsten der Malachiiden wurde ein völlig neuer Typ der Pollenaufnahme dienender Borstenelemente entdeckt. Ihre vertieften Endflächen können sich den besonders glatten Gramineen-Pollenkörnern eng anlegen und die adhäsionsfördernden Kontaktflüssigkeiten (Kittstoffe — öltartige Stoffe auf der Pollenoberfläche verschiedener Gramineen —, Speichel, Wasser) gut aufnehmen und festhalten.

16. Pollen kann auch dadurch aufgenommen werden, daß die Käfer beim Putzen ihre Beine durch die Mundwerkzeuge ziehen und dabei anhaftende Pollenkörner abstreifen (akzessorische Nahrungsaufnahme).

17. Labium, Maxillen und Labrum von *Malachius bipustulatus* sind speziell an Pollennahrung angepaßte Mundteile; dagegen stellen die Mandibeln eine Kombination aus Carnivoren-, Phytophagen-, Omnivoren- und Pollenfressermandibeln dar. Ihre Bezahnung ist zweifellos ein Merkmal ursprünglich carnivor Lebensweise und könnte zur Befreiung aus der Puppenwiege noch funktionelle Bedeutung haben.

Summary

The Malachiidae of Central Europe chiefly feed on pollen of grasses, but some species do not reject additional animal food. The whole apparatus of mastication which is similar to the *Malachius bipustulatus*-type is adapted to this feeding habit. The action of the Mouth-parts in the process of feeding has been analysed with the *Malachius bipustulatus*. Direct observation is supported by experiment and the model. The Mouth-parts of the Malachiidae are chewing. The mandibles are strongly sclerotized, while the other parts of the mouth are soft-skinned. Labium and lacinia are closely covered with setae, which are movable and spoon-like (Löffelborsten). The galea has trumpet-like broadened setae (Trompetenborsten). The *Troglops albicans* and *Ebaeus affinis* are the only ones which have no "Trompetenborsten". The mandibles of all species are completely symmetrical. In the front they have always two incisors (Incisivi), a narrow area for mastication (Mola), a soft-skinned postmola and a flaccid lacinia mobilis.

Function. One mandible acts as a receptive organ of another and vice versa. This is made possible by a special setting of the mandibles in the capsula of the head and a phase-change during the motion. All the Mouth-parts participate in the reception and the transport of pollen to the pharynx. The mandibles form the apparatus for carving, chewing and transport at the same time. The galeae are stretched forward and dab into the pollen in order to receive the pollen. The Pollen-granules stick to the "Trompetenborsten". When moving back the

galeae strip the pollen off at the "Löffelborsten", of the labium. The "Löffelborsten" of the Laciniae sweep the pollen between the mandibles. A simultaneous backward movement of labrum-epipharynx and labium-hypopharynx as well as the motion of the mandibles carries the pollen-food to the pharynx-orifice. The "Trompetenborsten" of the Malachiidae have a completely new type of setae serving the reception of pollen. Their concave final laminae are able to absorb catalytic liquids which speed adhesion and thus retain the especially slippery pollen of grasses.

Pollen can also be absorbed through the mouth during the process of cleaning (accessory reception of food).

Labium, maxillae and labrum of the *Malachius bipustulatus* are the parts of the mouth which are specially suited to the pollen-food. The mandibles, on the other hand, are carnivorous, phytophagous, omnivorous and pollen-eating.

Literatur

- ABEILLE DE PERRIN, E.: Malachides d'Europe & Pays voisins. Publication de la societe Entomologique de France. Paris: Edouard Duruy 1891.
- BERTSCH, K.: Lehrbuch der Pollenanalyse. Handbücher der praktischen Vorgeschichtsforschung, Bd. 3. Stuttgart: Ferdinand Enke 1942.
- BOCK, W. J., and G. v. WAHLERT: Adaptation and the form-funktion complex. *Evolution* **19**, 269—299 (1965).
- BOYS, C. V.: Seifenblasen und die Kräfte, die sie formen. Klassische Experimente und Erkenntnisse. Natur und Wissen W 13. München-Wien-Basel: Kurt Desch 1960.
- BRUES, C. T.: The specificity of food plants in the evolution of phytophagous insects. *Amer. Naturalist* **58**, 127—144 (1924).
- Food, drink and evolution. *Science* **90**, 145—149 (1939).
- BURMEISTER, F.: Biologie, Ökologie und Verbreitung der europäischen Käfer I. Krefeld: Hans Goecke 1939.
- DÄNZER, H.: Die Rolle des Modells und des bildhaften Denkens in der naturwissenschaftlichen Forschung. *Physik.-Bl.* **16**, 305—309 (1960).
- DAHL, F.: Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. *Arch. Naturgesch.* **50** (1), 146—193 (1884).
- DETHIER, V. G.: Chemical factors determining the choice of food plants by papilio larvae. *Amer. Naturalist* **75**, 61—73 (1941).
- Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* **8**, 33—54 (1954).
- DEWITZ, H.: Die Befestigung durch einen klebenden Schleim beim Springen gegen senkrechte Flächen. *Zool. Anz.* **6**, 273—274 (1883).
- Über die Fortbewegung der Tiere an senkrechten glatten Flächen vermittels eines Secretes. *Zool. Anz.* **7**, 400—405 (1884).
- DINGLER, H.: Das Experiment, sein Wesen und seine Geschichte. München: Ackermann 1928.
- DRESSLER, F.: Modellbau von drei Ephemeropterenlarven. *Präparator* **11**, 167—172 (1965).
- EASTHAM, L. E. S., and Y. E. E. EASSA: The feeding mechanism of the butterfly *Pieris brassicae* L. *Phil. Trans. B.* **239** (1955).
- EIDMANN, H.: Lehrbuch der Entomologie. Berlin: Paul Parey 1941.

- EVANS, M. E. G.: A comparative account of the feeding methods of the beetles *Nebria brevicollis* (F.) (Carabidae) and *Philonthus decorus* (GRAV.) (Staphylinidae). Trans. roy. Soc. Edinb. **66**, 91—199 (1964).
- An interpretation of the gular size in some adult coleoptera. Proc. Zool. Soc. Lond. **144**, 403—413 (1965).
- EVERS, A. M. J.: *Malachius viridis* F. und *M. bipustulatus* L. I. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae (Col.) Entom.-Bl. (Krefeld) **40**, 138—139 (1944).
- Die Malachiidae (Col.) der Kanarischen Inseln. 12. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae. Entom.-Bl. **55**, 219—247 (1959).
- Beobachtungen am *Axinotarsus pulicarius* F. Entom.-Bl. **56**, 77—88 (1960).
- Die Malachiidae (Col.) der Kanarischen Inseln II. 16. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae. Entom.-Bl. **57**, 3—26 (1961).
- Über die Entstehung der Excitatoren und deren Bedeutung für die Evolution der Malachiidae (Col.). 19. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae. Acta zool. fenn. **103**, 1—24 (1963).
- FRAENKEL, G.: The nutritional value of green plants for insects. Trans. 9th Internat. Congr. Ent., Amsterdam 1963, p. 90—100.
- Insects and plant biochemistry. The specificity of food plants for insects. Proc. 14th Internat. Congr. Zool. 1956, p. 383—387.
- FRANKENBERG, G. v.: Die Schere der Florfliegenpuppe (Neuropt.). Mikrokosmos **44**, 73—76 (1955).
- FRINGS, H.: A contribution to the comparative physiology of contact chemoreception. J. comp. physiol. Psychol. **41**, 25—34 (1948).
- , and M. FRINGS: The loci of contact chemoreceptors in insects. A review with new evidence. Amer. Midld Naturalist **41**, 602—658 (1949).
- FRYER, G.: Studies on the functional morphology and feeding mechanism of *Monodella argentarii* STELLA (Crustacea: Thermosbaenacea). Trans. roy. Soc. Edinb. **66**, 49—90 (1964).
- GOLDEN, H. M.: Die kauenden Insektenmundteile und ihre Beziehung zu ihrer Nahrung. Inaug.-Diss. Berlin 1926.
- GOLDMAN, E. H.: Comparisons of the mouth-parts of adult longhorn beetles with reference to their food. Trans. Amer. Entom. Soc. Philadelphia **59** (1933).
- GROSS, F.: Odonata. In: P. SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands, Bd. 33. S. 1—78. Berlin: Borntraeger 1930.
- HANDSCHIN, E.: Praktische Einführung in die Morphologie der Insekten. Berlin: Borntraeger 1928.
- HARE, L.: Termite phylogenie as evidenced by soldier mandible development. Ann. Ent. Soc. Amer. **37**, 459—486 (1937).
- HASSENSTEIN, B.: Über den Funktionsbegriff des Biologen. Stud. Gen., Berlin **2**, 21—28 (1949).
- HERTEL, H.: Struktur, Form, Bewegung. Mainz: Krauskopf 1963.
- HOLST, E. v.: Über die Ordnung und Umordnung der Beinbewegungen bei den Hundertfüßern. Pflügers Arch. ges. Physiol. **234**, 101—113 (1934a).
- Über das Laufen der Hundertfüßer. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **54**, 157—179 (1934b).
- Die Koordination der Bewegung bei den Arthropoden in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. Biol. Rev. **10**, 234—261 (1935).
- Über künstliche Vögel als Mittel zum Studium des Vogelfluges. J. Ornithol., Leipzig **91**, 406—447 (1943).
- Die Rolle des Modells in verschiedenen Gebieten der Physiologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz. Suppl. **16**, 273—275 (1952).
- Wie flog *Rhamphorhynchus*? Natur u. Volk **87**, 81—87 (1957).

- HUGHES, G. M.: The co-ordination of insect movements I. The walking movement of insects. *J. exp. Biol.* **29**, 267—284 (1952).
- The co-ordination of insect movements II. The effect of limb amputation and the cutting of commissures in the cockroach (*Blatta orientalis*). *J. exp. Biol.* **34**, 306—333 (1957).
- The co-ordination of insect movements III. Swimming in *Dytiscus*, *Hydrophilus*, and a dragonfly nymph. *J. exp. Biol.* **35**, 567—583 (1958).
- JACOBS, W.: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. *Z. Tierpsych.*, Beih. **1**, 1—228 (1953).
- KASZAB, Z.: Merkmale der Adaptation, Spezialisierung, Konvergenz, Korrelation und Progression bei den Meloiden (Col.). *Acta zool. Acad. Sci. hung. (Budapest)* **9**, 135—175 (1963).
- KÉLER, ST. V.: Entomologisches Wörterbuch. Berlin: Akademieverlag 1955.
- KIRCHNER, O.: Blumen und Insekten. Leipzig: J. B. Teubner 1911.
- KNOLL, F.: Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. *Abh. zool.-bot. Ges. Wien* **12**, 1—646 (1921—1926).
- KORSCHÉLT, E.: Bearbeitung einheimischer Tiere. Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L., Bd. 1. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1923.
- KUGLER, H.: Einführung in die Blütenökologie. Stuttgart: Gustav Fischer 1955.
- LOHSE, A.: *Ebaeus pedicularis* F. *Entom.-Bl. (Krefeld)*, kl. Mitt. Nr. 1517 (1955).
- LUDWIG, W.: Symmetrieforschung im Tierreich. *Stud. gen.*, Berlin **2**, 231—239 (1949).
- MATTHES, D.: Das Paarungsverhalten (Paarungsspiel und Kopulation) des Malachiiden *Troglops albicans* L. *Zool. Anz.* **163**, 153—160 (1959).
- Sozialsekrete und ihre Rolle im sexualbiologischen Geschehen der Insekten. *Naturwiss. Rdsch.* **13**, 299—301 (1960).
- Excitatoren und Paarungsverhalten mitteleuropäischer Malachiiden (Coleopt., Malacodermata). *Z. Morphol. Ökol. Tier.* **51**, 375—546 (1962a).
- Zur Sexualbiologie von *Malachius viridis* F. *Entom.-Bl.* **58**, 163—167 (1962b).
- Intraspezifische Sekretwirkung bei Insekten. *Forsch. Fortschr. dtsch. Wiss.* **37**, 36—40 (1963).
- MATTHES, D., u. E. SCHICHA: Funktionsmorphologische Studien an den Mundwerkzeugen pollenfressender Coleopteren (Malachiidae). *Naturwissenschaften* **53**, 364 (1966).
- MERZ, E.: Pflanzen und Raupen. Über einige Prinzipien der Futterwahl bei Großschmetterlingsraupen. *Biol. Zbl.* **78**, 152—188 (1959).
- MITCHELL, R.: The structure and evolution of water mite mouthparts. *J. Morph.* **100**, 41—59 (1962).
- NIELSEN, A.: Some thoughts on arthropod phylogeny. *Verh. 11. int. Kongr. Ent.* Wien **1**, 13—14 (1960).
- OKADA, T.: Caenogenetic differentiation of mouth hooks in drosophilid larvae. *Evolution* **17**, 84—98 (1963).
- OSCHE, G.: Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz., Suppl.* **24**, 329—384 (1961).
- Das Präadaptationsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. *Zool. Anz.* **169**, 14—49 (1962).
- OSTERWALD, T.: Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme des Maikäfers und eine Untersuchung seiner Mundwerkzeuge. *Mikrokosmos* **43**, 186—188 (1953).
- PAULY, M.: Die Mundwerkzeuge der Caraboidea. Inaug.-Diss. Berlin 1915.
- PETER, K.: Die Methoden der Rekonstruktion. Jena: Gustav Fischer 1906.
- PFEIFFER, W.: Geruchs- und Geschmacksstoffe im Leben der Tiere. *Naturwiss. Rdsch.* **17**, 5—11 (1964).

- POHL, F.: Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens I. Bot. Zbl. Beih. **46**, 247—285 (1929a).
 Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. Untersuchungen zur Morphologie und Biologie des Pollens II. Bot. Zbl. Beih. **46**, 286—305 (1929b).
- POPHAM, E. J.: The feeding habits of *Arixenia* and *Hemimerus* (Dermapt.). Verh. 11. internat. Congr. Entom. Wien I, 1960, p. 323—327.
- PORSCH, O.: Windpollen und Blumeninsekten. Österr. bot. Z. **103**, 1—18 (1956).
- RAAP, F.: Über die Anfertigung eines Gummi-Kork-Modells von *Drosophila melanogaster*. Präparator **6**, 74—77 (1960).
- REH, L.: Über Asymmetrie und Symmetrie im Tierreich. Biol. Zbl. **19**, 625—652 (1899).
- REMANE, A.: Morphologie als Homologieforschung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz., Suppl. **18**, 159—183 (1955).
- SCHICHA, E.: Eine Kehrmaschine für Blütenstaub. Mikrokosmos **55**, 293—296 (1966).
- SCHLIEMENZ, H.: Vergleichend funktionell-anatomische Untersuchungen der Kopfmuskulatur von *Theobaldia* und *Eristalis* (Dipt. Culicid. und Syrphid.). Dtsch. Entom. Z., N. F. **4**, 268—331 (1957).
- SCHMITT, H.: Beiträge zur Kenntnis des Weichkäfers *Maluchius bipustulatus* FAB. Diss. Bonn 1941, S. 1—80 (nicht erhalten).
 — Biologische und morphologische Untersuchungen an Malachiiden (Col. Malacodermata). Entom.-Bl. (Krefeld) **41—44**, 167—177 (1949).
- SCHMITT, J. B.: The feeding mechanism of adult lepidoptera. Smith. Misc. Coll. **97**, 1—20 (1938).
- SCHNEIDER, D., u. K.-E. KAISLING: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. 1. Architektur und Bewegungsapparat der Antennen sowie Struktur der Cuticula. Zool. Jb. (Anat.) **75**, 287—310 (1956).
 — Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. 2. Sensillen, cuticulare Bildungen und innerer Bau. Zool. Jb. (Anat.) **76**, 223—250 (1957).
- SCHREMMER, F.: Über anormalen Blütenbesuch und das Lernvermögen blütenbesuchender Insekten. Öst. bot. Z. **102**, 551—571 (1955).
 — Der bisher unbekannte Pollensammelapparat der Honigwespe *Celonites abbreviatus* VILL. (Vespidae, Masarinae). Z. Morphol. Ökol. Tiere **48**, 424—438 (1959).
 — Morphologische Anpassungen von Tieren — insbesondere Insekten — an die Gewinnung von Blummahrung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz. Suppl. **25**, 375—401 (1961).
- SHIROZU, T.: Evolution of the food-habits of larvae of the thecline butterflies. Tyo to Ga Trans. Lepidopt. Soc. Japan **12**, 144—162 (1962).
- SNODGRASS, R. E.: The morphology of insect sense organs and the sensory nervous system. Smith. Misc. Coll. **77**, 1—80 (1926).
 — The head and mouth parts of the cicada. Proc. Ent. Soc. Wash. **29**, 1—16 (1927).
 — Morphology and evolution of the insect head and its appendages. Smith. Misc. Coll. **81**, 1—158 (1928).
 Principles of insect morphology. New York and London: McGraw-Hill Book Co. 1935.
 — The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man and animals. Smith. Misc. Coll. **104**, 1—113 (1944).

- STAMMER, H. J.: "Trends" in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. Zool. Anz. **162**, 187—208 (1959).
- STRASS, G.: Modell und Erkenntnis. Zur erkenntnis-theoretischen Bedeutung der Modellmethode in der Biologie. Jena: Gustav Fischer 1963.
- STRENGER, A.: Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven (I. Teil) *Ecdyonurus* u. *Rhithrogena*. Öst. zool. Z. **4**, 191—228 (1954).
- TASCHENBERG: Ohne Titel. Betrifft Ernährung von *Malachius aeneus*. Z. ges. Naturwiss. **30**, 549 (1867).
- THORSTEINSON, A. J.: Host selection in phytophagous insects. Ann. Rev. Ent. **5**, 193—218 (1960).
- TÖRNE, O.: Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jb. (Anat.) **29**, 415—446 (1910).
- URBAN, C.: Zur Naturgeschichte des *Anthocomus rufus* HBST. Ent. Mitt. Berlin **1**, 331—337 (1912).
- Zur Naturgeschichte des *Malachius bipustulatus*. Ent. Mitt. Berlin **3**, 4—10 (1914).
- VERHOEFF, C.: Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden und Malachiiden, untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Coleopteren. Arch. Naturgesch. **60** (1), 129—210 (1894).
- VERSCHAEFFELT, E.: The cause determining the selection of food in some herbivorous insects. Proc. Acad. Sci. Amsterdam **13**, 536—542 (1910).
- WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. Jena: Gustav Fischer 1933.
- Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Arthropoden. Fortschr. Zool. **3**, 55—92 (1938).
- Vergleichend funktionsanatomische Untersuchungen an atypischen Beißmandibeln von Insekten mit besonderer Berücksichtigung der *Phyllotoma*-Larve (Hymenopt., Tenthred.). Biol. Zbl. **59**, 541—566 (1939).
- Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Gleichzeitig ein Bericht über die Fortschritte in der Methodik der Articulatenmorphologie. Fortschr. Zool., N. F. **9**, 18—231 (1952).
- Grundriß der Insektenkunde. Jena: Gustav Fischer 1954.
- Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz., Suppl. **18**, 137—159 (1955).
- Konstruktionsmorphologie. Zool. Jb. allg. Zool. u. Physiol. Tiere **68**, 1—108 (1958).
- WEIZSÄCKER, C. Frh. v.: Das Experiment. Stud. gen., Berlin **1**, 3—9 (1947).
- WENDLER, G.: Über die Fortbewegung der Larven von *Cantharis fusca*. Z. vergl. Physiol. **48**, 283—294 (1964a).
- Laufen und Stehen der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Sinnesborstenfelder in den Beingelenken als Glieder von Regelkreisen. Z. vergl. Physiol. **48**, 198—250 (1964b).
- Über einige Modelle in der Biologie. Stud. gen., Berlin **18**, 284—290 (1965).
- WENK, P.: Anatomie des Kopfes von *Wilhelmia equina* L. (Simuliidae syn. Melusiniidae, Dipt.). Zool. Jb. (Anat. Ontog.) **80**, 81—134 (1962).
- WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1955.

Dr. EBERHARD SCHICHA

Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg
852 Erlangen, Universitätsstr. 19

L E B E N S L A U F

Geboren wurde ich, Eberhard Schicha, am 6.2.1938 zu Namslau/Schlesien als Sohn des Lehrers Martin Schicha und seiner Ehefrau Elisabeth, geb.Flanse. Ich bin evangelischen Bekenntnisses.

1945 wurde ich mit meiner Mutter und meinen zwei Geschwistern aus der Heimat vertrieben - mein Vater war 1944 in Rußland gefallen. In Altstadt bei Namslau wurde ich Ostern 1944 eingeschult. Im September 1948 trat ich aus der 4.Klasse Volksschule in die Städtische Oberrealschule in Sulzbach-Rosenberg über, wo ich in einem evangelischen Waisenhaus (ehemals Kadettenanstalt Potsdam) bis 1951 erzogen wurde. Danach siedelte ich nach Forchheim/Öfr. über. Dort legte ich im Juni 1958 meine Reifeprüfung ab.

Mit dem Wintersemester 1958/59 begannen meine Studien an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg; hier bestand ich im Herbst 1965 das Staatsexamen in den Fächern Leibeserziehung, Biologie und Chemie.

Nachdem ich im Jahre 1962 von Herrn Privatdozent Dr.D.Matthes und Herrn Professor Dr.H.J.Stammer die vorliegende Arbeit als Staatsexamensarbeit übertragen bekam, erweiterte ich diese in der Folge bis Juli 1966 zur Dissertation.

Von August 1966 bis Oktober 1968 war ich am Institut für Angewandte Chemie der Universität Erlangen-Nürnberg mit Malariaforschung beschäftigt (Chemotherapie; Ordinarius: Professor Dr. Otto Dann).

